Nachlaß von Prof. N. Malta 594

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. ZWEIUNDZWANZIGSTER BAND

(DER GANZEN REIHE 122. BAND)

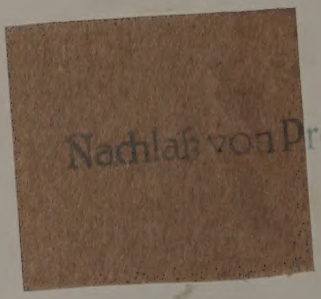
HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 86 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 3 TAFELN

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1927

1927:758.

Alle Rechte vorbehalten.



Inhaltsverzeichnis.

Seite

BODMER, HELENE, Beiträge zum Heterostylie-Problem bei Lythrum Salicaria L. Mit 1 Kurve im Text . . . . . 306—341

FRIETINGER, GEORG, Untersuchungen über die Kohlensäureabgabe und Sauerstoffaufnahme bei keimenden Samen. Mit 2 Abbildungen im Text . . . . . 167—201

GOEBEL, K., Archegoniatenstudien. XVII. Mit K. SUESSENGUTH, Die Sporelaterteilung bei den Lebermoosen. Mit 11 Abbildungen im Text . . . . . 33— 56

GOEBEL, K., Archgeoniatenstudien. XVIII. Mit K. SUESSENGUTH, Selaginella sanguinolenta und die Symmetrieverhältnisse der Gattung Selaginella. Mit 8 Abbildungen im Text . . . . . 393—410

HARTSEMA, ANNIE M., Untersuchungen über die Luftwurzeln von einigen Jussieua-Arten. Mit 1 Abbildung im Text und Tafel III 242—263

JANSE, J. M., Eine neue Einteilung der Pflanzenbewegungen. Mit 5 Abbildungen im Text . . . . . 1— 32

KUPPER, W., Notiz über die Sporenausstreuung bei Platycerium biforme Bl. Mit 2 Abbildungen im Text . . . . . 388—391

OSSENBECK, CAROLA, Kritische und experimentelle Untersuchungen an Bryophyllum. Mit 4 Abbildungen im Text . . . . . 342—387

SCHWARTZ, HANNA, Zur Beeinflussung des Wachstums durch gasförmige und flüssige Reizstoffe. Mit 3 Abbildungen im Text 76— 92

STOCKER, OTTO, Über das Vorkommen von Kompaßpflanzen. Ein Nachtrag zu meiner Arbeit über transversale Kompaßpflanzen . . 392

SUESSENGUTH, KARL, Über die Gattung Lennoa. Ein Beitrag zur Kenntnis exotischer Parasiten. Mit 15 Abbildungen im Text 264—305

TIMMEL, HERMANN, Über die Bildung anomaler Tracheiden im Phloem. (Beiträge zur experimentellen Anatomie der Wurzel.) Mit 14 Abbildungen im Text . . . . . 203—241

TROLL, WILHELM, Zur Frage nach der Herkunft der Blumenblätter. Mit 17 Abbildungen im Text . . . . . 57—75

WÓYCICKI, ZYGMUNT, Über die Zygotenbildung bei Basidiobolus ranarum Eidam. II. Mit Tafel I u. II . . . . . 159—166

ZOLLITSCH, L., Zur Frage der Bodenstetigkeit alpiner Pflanzen unter besonderer Berücksichtigung des Aziditäts- und Konkurrenzfaktors. Mit 3 Abbildungen im Text . . . . . 93—158

Eine neue Einteilung der Pflanzenbewegungen.

Von J. M. Janse.

Mit 5 Abbildungen im Text.

Die zahlreichen Bewegungen, welche die verschiedensten Teile von im Boden wurzelnden Pflanzen auszuführen vermögen, werden bis jetzt in Nastien und Tropismen eingeteilt, bei welcher Trennung zumal auf die Art und Weise, in welcher die betreffenden Krümmungen zustande kommen, der Nachdruck gelegt wird.

Seitdem vor vielen Jahren diese Einteilung aufgestellt wurde, haben unsere Kenntnisse sich jedoch so sehr durch zahlreiche Einzeluntersuchungen vermehrt, daß man die Frage, ob diese Einteilung auch jetzt noch unseren Kenntnissen entspricht und ob es nicht vorteilhaft wäre, sie durch eine andere, auf tieferliegenden Gründen beruhende, zu ersetzen, aufwerfen kann.

Dieses zu versuchen ist Zweck dieses Aufsatzes. Zuerst wird dargetan werden, daß der Gegensatz, welcher zwischen den Nastien und Tropismen zu bestehen scheint, in der Tat nicht ein so grundlegender ist, weil sie, selbst in der Weise wie sie zustande kommen, eine Eigenschaft gemeinsam besitzten, welche sie eher zu verbinden als zu trennen scheint, und die Differenzen teilweise nur gradueller Natur sind. Um dieses dartun zu können, werden auch andere Erscheinungen, welche zwar meistens längst bekannt, dennoch gewöhnlicherweise bei der Besprechung der Bewegungen im allgemeinen nicht oder kaum genügend berücksichtigt werden, besprochen werden müssen.

Zweitens wird dann der Vorschlag zu einer neuen Einteilung der Krümmungen gemacht werden, welche mehr prinzipiell ist und daher durchgreifender und logischer, obwohl sie praktisch vielleicht nur in einem Punkte eine wichtigere Änderung in der Gruppierung der verschiedenen Bewegungen hervorruft.

Als Ausgangspunkt unserer Betrachtungen wähle ich eine alte, sehr einfache, schon von W. Hofmeister[1]) beschriebene Beobachtung:

1) Die Lehre von der Pflanzenzelle 1867, S. 10.

1927. 758

„Es genügt, eine jüngere Zelle von Nitella mit der Spitze einer stumpfen Nadel leicht zu drücken, so leicht, daß die Zellhaut keine Knickung und keinen bleibenden Eindruck erhält, um den sofortigen und raschen Rückzug des protoplasmatischen Wandbelegs von der Zellhaut zu veranlassen. Knickung der Gliederzellen von Fäden von größeren Spirogyren und Oedogonien hat die nämliche Wirkung". Wenn der mechanische Angriff nicht allzu rauh war, gleicht die Erscheinung sich, bei längerem Verweilen der Zelle in Wasser, wieder aus (S. 11), ein Beweis also dafür, daß sie keine dauernde Verletzung erlitten hatte. Diese Beobachtungen zeigen also, daß Zellen verschiedener Pflanzen schon durch eine nicht schädliche Berührung eine Volumenverringerung des Inhalts erfahren; sie veranlassen daher zu der Frage, was nun eigentlich dabei in den Zellen vorgegangen ist.

Obwohl jene Beobachtung für sich in der Tat einfach genug ist, so ist die Frage nach ihrer Ursache im Gegenteil von ganz prinzipieller Bedeutung, weil spätere Untersuchungen gezeigt haben, daß ähnliche Vorgänge sich bei den Bewegungen von Pflanzenteilen sehr häufig abspielen, so daß es sehr notwendig ist sich darüber vollständige Klarheit zu verschaffen.

Hofmeister selber hat schon seine Meinung darüber geäußert (S. 11), doch diese Auffassung, daß der verlorengegangene Teil des Inhaltes auf einen Verlust des Protoplasmas an Imbibitionswasser beruhe, braucht jetzt wohl nicht näher besprochen zu werden. Wenn also nicht der Protoplast die Volumenverkleinerung erleidet, so bleibt nichts übrig, als daß es die Vakuole ist, welche an Volumen abnimmt, so daß also jetzt die Frage vorliegen würde, wie solches stattgefunden haben kann. Es könnte dieses in zweierlei Weise geschehen, erstens durch Verlust von reinem Wasser aus dem Zellsafte, zweitens durch Verlust von einem Teile des Zellsaftes selber.

Pfeffer[1]) hegte erstere Ansicht, während nach meiner Auffassung (1888) es nur ein Teil des Zellsaftes selber sein kann, welcher von der Zelle ausgeschieden wird[2]). Es fragt sich also jetzt, welche von diesen beiden Auffassungen die wahrscheinlichere ist. Wenn nach Pfeffers Meinung die Zelle nur Wasser verliert, müßte der Zellsaft bei der Reizung in zwei Teile getrennt werden, und zwar in reines Wasser einerseits, und in eine zurückbleibende höher konzentrierte

1) Pflanzenphysiologie 1881, II, S. 237 ff.

2) Die Permeabilität des Protoplasmas, Verslagen en Mededeel. der Kon. Ak. v. Wetenschappen, Amsterdam 1888. Afd. Natuurkunde, 3e Reeks, Dl. IV, S. 332—436.

Lösung andererseits. Ersterer würde dann durch die gespannte Zellwand ausgestoßen werden, während letzterer in der Zelle verbleiben würde. Diese Trennung muß außerdem plötzlich, sozusagen im Momente der Reizung, und an jedem einzelnen Punkte der Lösung, stattfinden, weil sonst die Erscheinung nicht so rasch anfangen und auch zu Ende gehen könnte.

Einer derartigen Spaltung einer Lösung stellen sich jedoch sehr große Schwierigkeiten entgegen. Erstens würden so die zwei Flüssigkeiten, obwohl sie eine Anziehungskraft von mehreren Atmosphären aufeinander ausüben, sozusagen auseinandergerissen, zu welchem Vorgang ein großer Aufwand von Energie erforderlich wäre. Zweitens sollte diese Energie an jedem einzelnen Punkte der Lösung vorhanden sein, weil doch die Trennung überall plötzlich eintritt; ein solcher Vorrat von freier Energie ist aber innerhalb der Flüssigkeit gar nicht vorhanden. Drittens muß man dabei bedenken, daß wir trotz den verschiedensten Hilfsmitteln über die wir im Laboratorium verfügen, zwar Wasser aus einer Lösung durch Verdunsten oder durch Ausfrieren entfernen können und ebenso, bei lebenden Pflanzenzellen, durch Zufügen einer konzentrierten Lösung Wasser aus dieser hinausbefördern, doch keiner dieser Methoden entspricht die oben erforderte. In den ersten beiden Fällen wird zwar Wasser entfernt, aber entweder als Dampf oder Eis, im dritten Falle wird es sofort an eine andere Lösung, und dann noch fester als vorher, gebunden, so daß eine Trennung der Lösung in freies, flüssiges Wasser und in eine konzentrierte Lösung, dabei doch nicht stattfand. Es beweist dieses wohl, daß eine solche Spaltung schon prinzipiell mit den größten Schwierigkeiten verbunden ist.

Da also die Annahme, daß bei einer Reizung reines Wasser aus dem Zellsafte abgespalten wird, aus physikalischen Gründen nicht zulässig ist, bliebe nur noch die zweite Annahme, daß ein Teil des Zellsaftes als solcher die Zelle verläßt, zu betrachten. Die einzige Ursache, warum der Zellsaft in der turgeszenten Zelle eingeschlossen bleibt, beruht darauf, daß die Vakuolenwand semipermeabel, also für Wasser durchlässig, für gelöste Substanzen dagegen undurchlässig ist. Es wird daher nur dann Zellsaft austreten können, wenn die Vakuolenwand auch für diese Bestandteile permeabel wird, und er wird dann auch aus der Zelle austreten müssen, wenn die elastisch straffgespannte Wand ihn dazu zwingt. Wenn man also annehmen muß, daß unter gewissen Umständen ein Teil des Zellsaftes die Zelle verläßt, so setzt dieses das Permeabelwerden der Vakuolenwand voraus. Daß diese

Erklärung nicht nur auf der hier erwähnten Wahrscheinlichkeit beruht, sondern auch eine experimentelle Grundlage besitzt, wurde schon damals von mir auseinandergesetzt, und weiter unten, wenn wir die Bewegungen der Blätter von Mimosa pudica besprechen (S. 10), kommen wir auf diesen Gegenstand zurück; das jetzt Gesagte genügt, um zu verstehen, was bei den erwähnten Beobachtungen Hofmeisters in der Algenzelle vor sich ging: durch die Reizung, infolge der kräftigen Berührung, wurden ihre Vakuolenwände vollständig permeabel, so daß die gespannte Zellwand so viel Zellsaft ausstoßen konnte, bis sie ihre Spannung völlig verloren hatte; daß schließlich, wie Hofmeister berichtet, der Protoplast nicht mehr an der Zellwand anliegt, muß einer weiteren Eigenkontraktion des Protoplasmas zugeschrieben werden. Wenn, nachher, die permeabel gewordene Vakuolenwand ihre Semipermeabilität wiedergewonnen hat, wird der zurückgebliebene Teil des Zellsaftes Wasser einsaugen und so den turgeszenten Zustand wieder herstellen; ein Teil der Inhaltsstoffe ist aber anfangs in das umgebende Wasser ausgetreten und so für die Zelle verloren gegangen, so daß dieser Teil durch Neubereitung gelöster Substanzen ersetzt werden muß.

Auf Bewegungen bei anderen Pflanzenorganen läßt obige Betrachtung sich ebenfalls völlig anwenden.

So, an erster Stelle, auf die Krümmungen, welche die Griffel verschiedener Arten von Arctotis zeigen können[1]).

Der beim Öffnen der Blüte außerordentlich schnell auswachsende Griffel dieser Kompositen ist reizbar, nicht so sehr für einfache Berührung, sondern für Biegung, so daß eine passive Krümmung, durch seitlichen Druck einer Nadel verursacht, ein unmittelbares Überschlagen hervorruft, und zwar nicht in der Richtung des Druckes, sondern gerade entgegengesetzt zu, nach der Nadel hin. Die so entstandene Krümmung beträgt öfters mehr als 45°, durch eine wiederholte Biegung, in derselben Richtung, kann man sie sogar bis 90° oder mehr steigern.

Der Griffel ist an allen Seiten in gleichem Maße reizbar, so daß ein gebogener Griffel wieder gerade wird, wenn man ihn in der Weise wie zuvor nach der entgegengesetzten Seite überbiegt. Es zeigt sich dabei aber, daß er dann erheblich kürzer geworden ist, offenbar weil eine allseitig gleiche Längenabnahme an entgegengesetzten Seiten stattgefunden hat. Goebel sagt dazu noch: „Legt man Griffel, die sich schon verkürzt

---

1) M. von Minden, Reizbare Griffel von zwei Arctotis-Arten. Flora 1901, Bd. 88, S. 238.

haben, in Wasser, so tritt, falls die Blüte noch nicht zu alt ist, wieder eine Verlängerung ein. Diese führt aber nicht zu der vorherigen Maximallänge zurück. Es ist also wohl anzunehmen, daß bei der Verkürzung nicht nur Wasser, sondern auch osmotisch wirksame Substanzen aus dem Griffel auswandern[1])".

Der durch Reizung übergebogene Griffel richtet sich sonst nach kurzer Zeit wieder auf und streckt sich grade.

Die oben für Nitella u. a. gegebene Erklärung, daß die Vakuolenwand sehr schnell permeabel wurde, würde, wie man sieht, für den Fall der genannten Griffel ebenfalls gelten können, wenn man annimmt, daß dieses in den berührten Zellen an der konkav werdenden Seite des Organes stattfindet, während die an der gegenüberliegenden Seite befindlichen ihren ursprünglichen Turgor beibehalten. Wenn später auch die Zellen an der anderen Seite berührt werden, tritt auch aus diesen Zellsaft aus und wird so Geradestrecken eintreten; daß dann der Griffel an Länge eingebüßt haben muß, ist selbstverständlich.

Kann somit der Eintritt der Erscheinung mit dem bei Nitella verglichen werden, nicht also das Wiederherstellen des ursprünglichen Zustandes. Die im Wasser liegende Nitella-Zelle kann nämlich aus der Umgebung nur fast reines Wasser aufnehmen, weil der ausgestoßene Teil des Zellsaftes in der großen Wassermenge für die Zelle verloren gegangen ist, so daß neue gelöste Substanzen gebildet und in der Vakuole deponiert werden müssen. Bei Arctotis dagegen gelangt der vom Parenchym ausgestoßene Zellsaft in die angrenzenden Interzellularen, so daß die Zellen nachher diesen Teil des Zellsaftes unverändert wieder zurück bekommen können. In dieser Weise geht für die Zelle nichts von den Inhaltsstoffen verloren.

Es ist in dieser Beziehung bemerkenswert: erstens, daß die Griffel durch Turgeszenz so sehr stark gedehnt sind (sie verkürzen sich bei Plasmolyse um etwa 20%), außerdem aber, daß die Interzellularen im Parenchym auffallend geräumig sind (von Minden, l. c. S. 240), so daß sie einen viel größeren Raum, wie sonst üblich, bieten zur zeitlichen Aufbewahrung von einem Teil des Zellsaftes. Es könnte daher scheinen, als ob sie eben nur deshalb da wären. Auch hier kann also das zeitweilig Permeabelwerden der Vakuolenwand die ganze Erscheinung in einfachster Weise erklären.

Daß ganz ähnliche Bewegungen und Verkürzungen auch bei anderen Kompositen-Griffeln und -Staubfäden auftreten, mag hier, unter

1) K. Goebel, Entfaltungsbewegungen der Pflanzen, 2. Aufl. 1924, S. 432.

Hinweis u. a. auf Goebels zusammenfassende Darstellung, nur angedeutet werden, als Beweis, daß auch noch in vielen ähnlichen Fällen eine Änderung der Permeabilität eine maßgebende Rolle spielt.

Unzweifelbar verwandt mit den erwähnten Fällen sind die Erscheinungen, welche wiederum Hofmeister[1]) zum ersten Male untersuchte und bekannt machte: die noch wachsenden Teile von Sprossen usw. der verschiedensten Pflanzen führen nach Erschütterung Biegungen aus, welche gerade in den halbentwickelten, noch im Längenwachstum begriffenen Abschnitten sich zeigen. Auch Blattstiele und Infloreszenzachsen können sich in ähnlicher Weise verhalten.

Die Krümmung tritt meistens sehr schnell auf und kann, je nach der Intensität der Erschütterung, sehr kräftig sein und 15°—120°, ja selbst bis etwa 180°, betragen. Nicht nur Erschütterung, wobei also direkte Berührung ausgeschlossen ist, sondern auch wiederholte, passive Biegungen können zu jenen Krümmungen führen, und sie verhalten sich dabei ebenso, wie es bei den besprochenen Griffeln der Fall war.

Auch hier steht die Richtung der Biegung in keiner Beziehung zum morphologischen oder anatomischen Aufbau des Organes, sondern sie wird ausschließlich von der Richtung, aus der die Erschütterung kommt, bedingt.

Der gekrümmte Teil ist nicht schlaff, denn während die Krümmung stattfindet, kann selbst noch ein kleines Gewicht gehoben werden, aber dennoch hat das Organ einen Teil seiner früheren Steifheit eingebüßt.

Hofmeister meinte, daß die Biegung auf eine Verlängerung der konvexen Seite beruhe, doch Prillieux[2]), der diese Versuche mit zahlreichen anderen Pflanzenteilen wiederholte, gelang es, durch genaue Messungen zu zeigen, daß im Gegenteil die Ursache der Krümmung immer in der Verkürzung der konkavwerdenden Seite gelegen sein muß.

Die so schnell eingetretene Krümmung verschwindet zwar nachher von selbst, doch immer nur sehr langsam, so daß das Organ erst nach einzelnen Stunden wieder gerade geworden ist.

Alle diese Beobachtungen beider Untersucher stimmen so sehr mit dem bei den Arctotis-Griffeln gemachten Resultat überein, daß es auf der Hand liegt, anzunehmen, daß auch hier die schnelle einseitige Verkürzung durch das Ausstoßen von einem Teile des Zellsaftes in die

1) Über die Bewegungen saftreicher Pflanzenteile nach Erschütterung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, S. 237.

2) Étude sur les courbures que produisent les secousses sur les jeunes pousses des vegetaux. Ann. des sc. nat. 1868, 5e Serie, T. 9, p. 248.

benachbarten Interzellularen und die spätere allmähliche Wiederaufnahme derselben Flüssigkeit durch die zuvor gereizten Zellen hervorgerufen wird.

Die sehr große Anzahl der durch die beiden Untersucher bekannt gewordenen Fälle, sowie der Umstand, daß sie keine einzige Pflanze antrafen, bei welcher der Versuch versagte, beweist wohl, daß ein Permeabelwerden der Protoplasten wachsender Zellen durch Biegung oder kräftige Erschütterung eine so sehr verbreitete Erscheinung ist, daß es unzweifelhaft noch sehr viele andere Fälle geben muß, in welchen sich ähnliches zeigt.

Solches muß daher auch wohl schon ohne weiteres angenommen werden von den von van der Wolk[1]), Figdor[2]) und Stark[3]) beobachteten Erscheinungen an der Koleoptile von Avena, an Sprossen von Asparagus und den so zahlreichen Pflanzenteilen, welche der letztere untersuchte. Obwohl keiner von ihnen auch Längenmessungen an den entgegengesetzten Seiten oder plasmolytische Versuche an den sich krümmenden Pflanzenteilen vornahm, und wir also faktisch im Ungewissen sind, wie die Krümmung zustande kommt und ob sie hier ebenfalls einer Verkürzung der konkavwerdenden Seite zuzuschreiben ist, so ist der Verlauf der Krümmung doch so sehr jener der vorigen Fälle ähnlich, daß nicht daran gezweifelt werden kann, daß auch hier prinzipiell gleiche Vorgänge vorliegen. So beziehen sich alle Beobachtungen auf radiär gebaute Pflanzenteile, auf Biegungen welche nur in den noch wachsenden Zonen auftreten, und auf solche, die, wenn durch Berührung verursacht, von der Berührungsstelle aus sich verbreiten, oder wenn sie durch Erschütterung entstehen, zuerst in der Zone stärksten Wachstums erscheinen. Weiter tritt die Reaktion schnell, bisweilen selbst sehr schnell (nach 1 Minute) auf, und geht nachher von selbst, aber dann sehr langsam, zurück.

Auch die bekannte Gipfelkrümmung der Ranken muß zu dieser Gruppe von Bewegungen gerechnet werden, weil sie sich, wie de Vries[4]) eingehend beschrieben hat, in allem dem vorhergehenden gleich verhält.

Eine allgemeine Erschütterung der ganzen Pflanze oder auch die der Ranke allein verursacht ihr Einrollen, an der Spitze anfangend.

---

1) Onderzoekingen over de geleiding van lichtprikkels bij kiemplantjes van Avena. Versl. Kon. Ak. Amsterdam, Afd. Natuurkunde 1911.

2) Über die thigmotropische Empfindlichkeit der Asparagussprosse. Sitzungsbericht K. Ak. Wiss. Wien, Abt. I, 1915, Bd. 124, S. 353.

3) Experimentelle Untersuchungen über das Wesen und die Verbreitung der Kontaktreizbarkeit. Jahrb. f. wiss. Bot. 1916, Bd. 57, S. 189.

4) Over de beweging der ranken van Sicyos. Versl. en Meded. der Kon. Akad. van Wetensch. te Amsterdam 1880, 2e reeks, Dl. 15, S. 79.

Das Besondere hierbei wäre jedoch, daß nach den Untersuchungen von Correns[1]) ganz dasselbe auch durch verschiedene andere Reize hervorgerufen wird, z. B. durch starke und schnelle Temperatursteigerung oder -senkung, durch die Einwirkung verschiedener chemischer Substanzen oder auch durch den Induktionsstrom.

Diesem gegenüber muß hervorgehoben werden, daß der Effekt jener anderen Reize bei den Pflanzenteilen, mit welchen Hofmeister und andere experimentierten, noch nicht untersucht wurde, so daß allerdings die Möglichkeit, daß diese auch bei jenen Organen denselben Effekt haben würden wie bei Ranken, besteht.

Es sind hier also die verschiedensten Eingriffe, welche alle bei den Ranken denselben Erfolg erzielen, und zwar so, daß sie sich von oben herab einkrümmen und daß sie dabei etwas schlaffer werden, so daß ein deutlicher Verlust des Gesamtturgors stattgefunden haben muß. Dieser Turgorverlust muß an der konkav gewordenen Seite stattgefunden haben, was übrigens auch noch daraus hervorgeht, daß eine so eingekrümmte Ranke in plasmolysierender Lösung sich wieder geradestreckt (de Vries, l. c. S. 145): d. h. also, daß dabei nur die konvexe Seite sich verkürzt, die konkave Seite aber nicht, eben weil diese schon ohne Turgorspannung war. Die Einkrümmung der Ranken geht, ganz wie in den zuvor besprochenen Fällen, nachher wieder zurück, aber äußerst langsam, welcher Art auch der Reiz war, der die Bewegung veranlaßte.

Aber auch andere Versuchsergebnisse von de Vries weisen auf diese Schlußfolgerung hin:

Durch die Messungen und Berechnungen der Längen an Innen- und Außenseite von Ranken, die sich durch Kontaktreiz krümmen, wurde gezeigt, daß sich dabei die Innenseite anfangs stets verkürzte, während die Außenseite dabei länger wurde. Später fingen beide zugleich zu wachsen an und dieses verdeckte in einigen Fällen die anfängliche einseitige Verkürzung oder wandelte sie selbst in eine Verlängerung um; das letztere zeigte sich dann auch nur bei jenen Ranken, deren Außenseiten die ansehnlichsten Verlängerungen aufwiesen.

Es würde sich jetzt wiederum fragen, wie die anfängliche Verkürzung der Konkavseite, sowie das nachherige Zurückgehen der Einkrümmung zu erklären sei.

De Vries meinte, daß die schnelle Bildung osmotisch wirksamer Stoffe an der Konvexseite, welche das Einkrümmen hervorrufen, den

1) Zur Physiologie der Ranken. Botan. Zeitung 1896, S. 1.

Vorrat, aus welchem diese entstehen, bald erschöpft, so daß die Konkavseite, welche noch über ihren Vorrat verfügt, dann die Konvexseite im Wachstum überholen kann, so daß dann die Geradestreckung eintritt; doch konnte diese Erklärung de Vries selber nicht völlig befriedigen. Daß, während dieses vor sich geht, die Konkavseite sich verkürzt, schreibt de Vries einer Wasserentziehung zu, hervorgerufen durch die Steigerung des Turgors der Zelle an der Konvexseite.

Wenn man dabei jedoch in Betracht zieht, erstens, daß bei der Spitzeneinrollung die Ranke deutlich etwas schlaffer wird und also an Gesamtturgor einbüßt, und zweitens, daß die Krümmung sehr schnell eintreten kann, unbedingt viel schneller als die Zellen der Konvexseite durch chemische Umsetzungen ihren Turgor steigern könnten, so liegt es nahe, nach einer anderen Erklärungsweise zu suchen.

Wenn man nun wieder wie in den schon besprochenen Fällen annimmt, daß die Zellen der Konkavseite durch Reizung, auf kurze Zeit, permeabel werden für den Zellsaft, und so einen Teil hiervon in die Interzellularen hinaustreiben, so muß dabei der Gesamtturgor ein wenig sinken. Das schnelle Auftreten der Krümmung würde hierdurch begreiflich, während dieses überhaupt in anderer Weise kaum zu erklären ist, denn eine schnelle Bewegung setzt das Vorhandensein freier Energie voraus, welche sich nur in den Zellen mit elastisch gespannten Wänden vorfindet.

Wenn bei kurzer Reizung der ausgestoßene Zellsaft wieder in die inzwischen wieder semipermeabel gewordenen Zellen der Konkavseite aufgenommen wird, so erhalten diese ihre ursprüngliche Länge zurück und so streckt die Ranke sich wieder gerade. Für die dazu erforderliche Ausdehnung der Zellwände, wozu viel Arbeitsvermögen notwendig ist, steht nun aber keine freie Energie zur Verfügung, doch muß diese erst in der Zelle aus gebundenem chemischen Arbeitsvermögen freigemacht werden; dies kann selbstverständlich nur allmählich stattfinden und, weil die Streckung mit dem Freiwerden der erforderten Energie gleichen Schritt halten muß, so wird das Zurückgehen sehr langsam vonstatten gehen. Fitting hat dann auch dargetan, daß die Geradestreckung auf Wachstum (hier gleichbedeutend mit Verlängerung) der Konkavseite beruht.

Andauernde Reizung verursacht anfangs wohl auf kurze Zeit auch das Permeabelwerden der Zellen der Konkavseite, doch das darauffolgende beiderseitige Wachstum beweist, daß bald nachher in den betreffenden Zellen aller Flanken ein erhöhter Turgor auftritt; dafür brauchen sie aber ebenfalls Zeit und daher auch fängt dieses Wachstum erst einige Zeit nach eingetretener Reizung an.

Wir kommen jetzt zu den Bewegungen der Blätter von Mimosa pudica. Diese sind so oft untersucht worden, aber nur, weil sie so auffallend, so schnell stattfinden und von schon so schwachen Reizen verschiedenster Art hervorgerufen werden. Prinzipiell stehen sie aber nichts weniger wie vereinzelt da. Schon Hugo von Mohl[1]) zeigte, daß die Blätter verschiedener anderer Pflanzen sich in genau ähnlicher Weise verhalten, nur mit dem Unterschied, daß die Bewegungen sehr viel langsamer verlaufen, und daß bisweilen erst sehr kräftige Reize sie zu veranlassen vermögen. So sind andere Arten von Mimosa, wie z. B. M. Speggazini, weniger empfindlich, sogar Robinia Pseudacacia verhält sich im Grunde ähnlich, doch sind hier eine Anzahl kräftiger, schnell aufeinanderfolgender Schläge erforderlich, um das Zusammenklappen der Blättchen stattfinden zu lassen, welche Bewegung dann außerdem so langsam stattfindet, daß man sie mit dem Auge nicht verfolgen kann. Sie haben vielmehr erst nach einigen Minuten die Endstellung erreicht, wenn sie es so weit bringen. Acacia lophanta ist noch weniger empfindlich, weil die Blättchen selbst nach sehr kräftigen Schlägen nur eine geringe Stellungsänderung zeigen. Daß diese Bewegungen aber in ähnlicher Weise zustande kommen wie die von Mimosa pudica ist nicht zu bezweifeln.

Ihre Ursache ist ein Turgorverlust im Parenchym des Gelenkes an der einen Seite, die sich dadurch verkürzt. Der Erklärung dieses Turgorverlustes, den Pfeffer dem Wasserverlust der betreffenden Zellen zuschrieb[2]), stellte ich damals, wie schon oben angedeutet, meine Auffassung gegenüber, nach welcher ein Verlust an Zellsaft angenommen wurde als Folge des Permeabelwerdens der Vakuolenwände der betreffenden Zellen.

Es wurde oben (S. 2) schon dargetan, daß die Auffassung Pfeffers aus physikalischen Gründen nicht zulässig ist; demgegenüber steht, daß die Annahme vom Ausstoßen von Zellsaft durch die Versuche unterstützt wird.

Ein solcher Versuch wurde auch damals von mir beschrieben (l. c. S. 413): Wenn man ein Blatt von Mimosa gerade über dem Polster mit einem scharfen Messer vorsichtig abschneidet, so kann es vorkommen, daß das Polster dadurch nicht gereizt wird. Als in einem solchen Falle das Polster sofort nachher durch Berührung der Unterseite gereizt wurde, krümmte es sich stark nach unten, während sofort ein großer Flüssigkeitstropfen an der Schnittfläche hervortrat. Wäre

1) Vermischte Schriften 1832, S. 372.

2) Pflanzenphysiologie 1881, II, S. 237 ff.

nur Wasser aus dem Parenchym ausgetreten, so hätte der Tropfen höchstens schwach sauer sein können durch Vermischung mit dem Zellsafte der durchschnittenen Zellen. Der Tropfen war aber viel substanzreicher, schien etwas weniger flüssig wie Wasser, hatte eine sehr schwache gelbliche Farbe und schmeckte etwas bitter und sauer; auf blauem Lackmuspapier rief er einen sehr deutlichen roten Flecken hervor, obwohl dafür gesorgt wurde, daß das Papier mit der Schnittfläche nicht in Berührung kam. Eine Wiederholung des Versuches gab ein vollkommen ähnliches Resultat.

Nach diesem Ergebnisse ist also nur anzunehmen, daß bei der Reizung in der Tat Zellsaft aus den Zellen der einen Seite des Gelenkes austritt, und daß dieser dann in die Interzellularen gelangt; die Wiederherstellung des ursprünglichen Zustandes ergibt sich nachher, wenn dieser Teil des Zellsaftes von den Zellen, aus denen er stammte, wieder aufgenommen wird. Mit dieser Auffassung stimmt wiederum, daß die Reizbewegung selber sehr schnell verläuft, doch daß der Rückgang erst nach längerer Zeit anfängt und dann äußerst langsam vor sich geht: für die erstere ist die freie Energie vorhanden als Elastizität der gedehnten Zellwände, während die Schwerkraftwirkung die Bewegung unterstützt; für die zweite, für welche hier besonders viel Arbeitsvermögen erfordert wird, weil dabei nicht nur die Zellwände wieder gedehnt, sondern auch das ganze Blatt gehoben werden muß, ist keine freie Energie in der Zelle vorhanden, sondern muß erst durch chemische Prozesse (Atmung usw.) freigemacht werden, zu welchem Vorgange daher Zeit erforderlich ist. Auch hier verschafft uns also die Annahme, daß in der sich verkürzenden Seite des Gelenkes die Parenchymzellen durch Reizung schnell und auf einige Zeit permeabel werden, eine einfache Erklärung der beobachteten Tatsachen.

Es würde dann aber noch die Frage, wie der Zellsaft nach der Reizung wieder allmählich von den Zellen aufgenommen wird, zu beantworten sein.

In welcher Weise dieses im einzelnen vor sich geht, ist uns noch unbekannt, doch daß gelöste Stoffe aus der Körnerschicht und durch die Vakuolenwand hindurch in den Zellsaft gelangen können, braucht darum nicht bezweifelt zu werden. Schon beim Wachsen der Zelle muß die Quantität der im Zellsaft gelösten Stoffe fortwährend zunehmen und müssen diese also nach innen zu die Vakuolenwand passieren; außerdem habe ich solches Verhalten bei verschiedenen Pflanzen für Salpeter beweisen können [1]).

1) Verslagen usw., Amsterdam 1888. Das Eintreten gelöster Substanzen fände also statt trotz der anerkannten Semipermeabilität der Vakuolenwand, welche also

Da jedoch die gespannte Zellwand sich jeder Vergrößerung der Vakuole widersetzt, so kann das Eintreten neuer Teilchen, welche ihrer Anziehungskraft auf Wasser wegen immer von einer entsprechenden Wasserhülle umgeben sind, nur unter Aufwand von Energie stattfinden. Dieses letztere möchte hier jedoch keine Schwierigkeiten bieten, weil die lebende Vakuolenwand, ebensogut wie der ganze Protoplast, zu dem sie gehört, durch ihre Atmung fortwährend über freie Energie verfügt, welche sie in beliebiger Weise in Anspruch nehmen kann, also auch für das Hineinbefördern neuer Substanzmoleküle [1]).

Daß meine damalige Erklärung der Erscheinungen bei Mimosa die richtige war, also auch für zahlreiche andere Fälle Gültigkeit hat, wird noch bestätigt durch meine vor kurzem angestellten Versuche mit gereizten Wurzeln, welche hier Erwähnung finden sollen. Ihre Beschreibung erschien vor kurzem als vorläufige Mitteilung [2]) und sie sollen auch hier in derselben Weise vorgeführt werden. Daß sie jetzt nicht ausführlicher besprochen werden, hat seinen Grund nicht darin, daß vom weiteren Studium dieser Vorgänge nichts mehr zu erwarten wäre, sondern weil das bis jetzt Gefundene für unseren jetzigen Zweck genügt, und weil die ausgedehnteren bevorstehenden Untersuchungen zu lange auf sich warten lassen könnten, und sich wahrscheinlich zu weit von unserem Gegenstand entfernen würden.

Zu den ersten Versuchen dienten die Keimwurzeln der üblichen Versuchspflanzen, wie Sinapis alba, Helianthus annuus, Pisum sativum und Lupinus luteus. Als diese Pflanzen mir vollkommen übereinstimmende Ergebnisse lieferten, wurden die Versuche auch auf andere ausgedehnt, zu welchem Zwecke ich mir verschiedene Samen

---

doch nur für Wasser durchlässig sein sollte. Es scheinen daher diese Eigenschaften verschieden zu sein, je nach der Richtung, in welcher die Bewegung der Stoffe stattfindet. Diesen Unterschied habe ich auch z. B. für Salpeter nachweisen können (l. c. II. Abschnitt, S. 391 ff.) und aus diesem Grunde die Bewegung nach innen zu als Intrameabilität, die nach außen zu als Extrameabilität bezeichnet. Auch dieses Verhalten könnte seinen Grund haben in der freien Energie, über welche auch die lebende Vakuolenwand verfügt.

1) Da Dutrochet bei seinen osmotischen Versuchen eine Schweinsblase gebrauchte, also mit einer toten Membran arbeitete, könnte das Auswechseln gelöster Stoffe durch die *lebende* Vakuolenwand hindurch eigentlich kaum mehr als „Osmose" betrachtet werden, weil ihre Eigenenergie sie imstande setzen würde, ganz anders zu wirken als die Gesetze der sozusagen passiven Osmose es verlangen würden.

2) Over nieuwe verschijnselen bij prikkeling van wortels, Verslag Verg. Kon. Ak. Maart 1926, Dl. 25, S. 418—427. Englische Übersetzung: On new phenomena caused by irritation of roots. Proced. Roy. Soc. Amsterdam 1926, Vol. XXIX, Nr. 6.

aus dem Botanischen Garten kommen ließ, ohne auf deren Wahl Einfluß auszuüben, um mich so noch mehr von der Allgemeinheit der Beobachtungen überzeugen zu können. Auch die letzteren verhielten sich nicht anders wie die ersteren, obwohl sie sich nicht alle in gleichem Maße geeignet zeigten; Sinapis, Brassica und Onopordon waren wohl besonders günstig, zumal auch für die mikroskopische Beobachtung.

Die Erscheinungen, welche sich an den gereizten Würzelchen zeigten, waren mannigfaltig; wir wollen diese zuerst kurz beschreiben und sie dann im Zusammenhang besprechen.

1. Wenn junge Keimpflanzen, mit Würzelchen von etwa 1—3 cm Länge, aus dem Boden herausgezogen werden und dieses nicht mit der äußersten Sorgfalt geschieht, so erleidet ihr Längenwachstum schon hierbei eine gewisse Störung, welche durch die Reibung, welcher sie seitens der Bodenteilchen ausgesetzt sind, verursacht wird; diese Störung ist um so größer, je intensiver die Reibung war.

Um dieses deutlich zu zeigen, wurde ein Keimpflänzchen von Helianthus annuus sehr vorsichtig aus lockerem Boden herausgenommen und zwischen zwei Objektträgern, voneinander durch einen Rahmen von dickem Löschpapier getrennt, so im Thermostaten aufgestellt, daß das Längenwachstum mittels eines Horizontalmikroskops ganz genau gemessen werden konnte, bei etwa 16° C. Anfänglich betrug die Wachstumsgeschwindigkeit 0,33—0,36 mm pro Stunde. Hiernach wurde das Pflänzchen herausgenommen und das Würzelchen sehr stark gereizt, indem ich es 200mal hintereinander zwischen den angefeuchteten Fingern, unter gelindem Druck, hindurchzog. Unmittelbar nachher wieder zwischen die Objektträger gebracht, zeigte sich, daß in der nächsten halben Stunde überhaupt kein Wachstum stattfand, doch daß es sich nachher wieder einstellte und dann nacheinander 0,08, 0,23, 0,28 und 0,30 mm pro Stunde betrug.

Es hatte somit die ursprüngliche Wachstumsgeschwindigkeit sich nach etwa 5 Stunden wieder ungefähr eingestellt. Die Verzögerung war nach so starker Reizung also eine sehr intensive gewesen, hatte aber dennoch keine bleibende Störung veranlaßt.

2. Wenn Keimwurzeln in oben beschriebener Weise kräftig gereizt werden, kann man bisweilen, wenn sie nicht zu dünn sind, schon mit bloßem Auge bemerken, daß sie etwas schlaffer und zugleich, an einer bestimmten Stelle, etwas dünner werden. So verringerte sich bei Helianthus der Durchmesser von 0,66 auf 0,47 mm, welche Veränderung sich über eine Strecke von 5—9 mm von der Spitze ab erstreckte. Weil die wachsende Zone etwa 10 mm beträgt, sind es

somit die fast ausgewachsenen Stellen, an welchen die Erscheinung eintritt.

3. Zugleich mit dem Dünnerwerden kann man noch eine weitere Veränderung ebenfalls schon mit dem bloßen Auge wahrnehmen: sie besteht darin, daß das Würzelchen etwas mehr durchsichtig wird. Weil nun die Undurchsichtigkeit des unveränderten Würzelchens darauf beruht, daß die meisten ziemlich in der Längsrichtung verlaufenden geräumigen Interzellularen des Parenchyms vollständig mit Luft gefüllt sind, so müßte das Durchsichtigwerden auf das stellenweise Verschwinden dieser Luft, oder wie wir sie hier nennen wollen, dieser Luftfäden, beruhen. Es kam jetzt darauf an, zu versuchen, diesen Vorgang unter dem Mikroskop zu verfolgen.

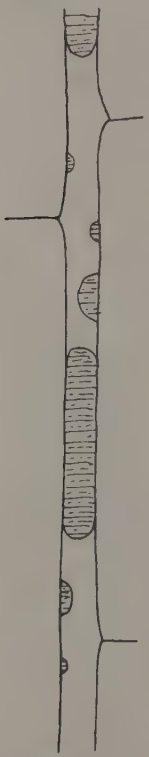


Fig. 1.

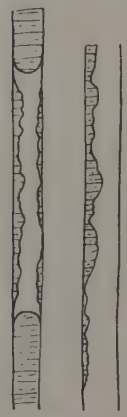


Fig. 2.

Es ist dieses auch gelungen; zwar ist es anfangs sehr schwierig, genau zu beobachten, was im Innern der Wurzel vor sich geht, eben wegen des großen Luftgehaltes, doch je weiter der Vorgang vorschreitet, desto leichter wird die Beobachtung, welche sich dann auch schließlich selbst bei 250maliger Vergrößerung leicht verfolgen läßt. Zumal sind diejenigen Würzelchen dazu geeignet, welche, wie Sinapis, Brassica, Raphanus und Onopordon, sehr weite Interzellularen aufweisen.

Diese Interzellularen haben im Querschnitt meistens eine keilförmige Gestalt, mit der größeren Breite in radialer Richtung, so daß man sie das eine Mal ganz schmal, das andere Mal dagegen als verhältnismäßig breite Bänder zwischen den Zellen verlaufen sieht. Es ist zumal die Totalreflektion der Lichtstrahlen auf den angrenzenden Zellwänden, wodurch die Luftfäden sich so deutlich von der helleren Umgebung abheben.

Um die Erscheinungen gut zu beobachten, ist es am besten eine dünne Keimwurzel von 1—2 cm Länge, z. B. von Sinapis oder Brassica, nicht zu sehr zu reizen und sie dazu nur 1—5mal zwischen den angefeuchteten Fingern hindurch zu ziehen, ohne stark zu drücken, und sie dann unmittelbar danach in viel Wasser unterm Deckglas zu betrachten. Dann sieht man gleich anfangs, daß die Luftfäden nicht

mehr wie zuvor von geraden Linien begrenzt sind, sondern hier und dort seitlich geringe, halbkugelförmige Einsenkungen zeigen (Fig. 1, Interzellulare aus einem Würzelchen von Brassica, 350mal vergrößert; das Schraffierte deutet auf die Flüssigkeit); ob mehr oder weniger solcher, anfangs immer isolierter, Einsenkungen sich zeigen, hängt von Umständen ab, doch nicht selten treten so viele nebeneinander auf, daß sie seitlich verschmelzen und so ein Luftfaden an einer oder auch an beiden Seiten wie unregelmäßig gesägt erscheint (Fig. 2, zwei Interzellularen, Brassica, 350mal). Vielfach kann man dann beobachten,

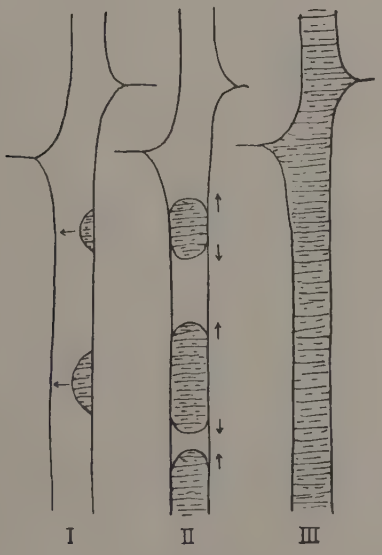


Fig. 3.

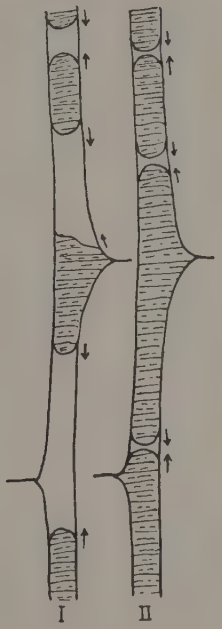


Fig. 4.

wie die Einsenkungen sich allmählich vertiefen, die gegenüberliegende Seite des Luftfadens erreichen und ihn so unterbrechen. Weiter sieht man dann, wie diese Unterbrechungen sich auch seitlich ausbreiten, wodurch das eine Mal eine kürzere oder längere Luftsäule über eine gewisse Strecke als Ganzes, bisweilen selbst ziemlich schnell, verschoben wird, oder das andere Mal, und dieses beobachtet man sehr oft, sieht man die Enden zweier benachbarter Unterbrechungen sich einander nähern, den dazwischen liegenden Luftfaden dadurch immer kleiner werden, um schließlich ganz zu verschwinden.

Die Figuren 3 (I, II und III) und 4 (I und II), beide von Brassica, 350mal, können diese Vorgänge illustrieren; die kleinen Pfeile geben dabei die Richtung der Bewegung der betreffenden Menisci an. Aus diesen Beobachtungen wird deutlich, daß das Durchsichtigwerden der Wurzel dadurch verursacht wird, daß die Luft aus den Interzellularen verschwindet, nicht also dadurch, daß sie nach anderen, ungereizten Teilen des Pflänzchens hin verschoben werden.

Die Einsenkungen und Unterbrechungen der Luftfäden sind Flüssigkeitströpfchen, welche aus den angrenzenden Parenchymzellen in die Interzellularen übertreten. Dieses letztere, und zwar das Austreten aus jenen Zellen, kann selbstverständlich nicht direkt konstatiert werden, weil die Flüssigkeit farblos ist, doch ist eine andere Herkunft ausgeschlossen. Außerdem habe ich aber auch noch versucht, ihre Herkunft etwas näher festzustellen, und dazu die Keimwurzel einer dunkelgefärbten Varietät der roten Rübe untersucht, weil ich meinte, hier einen rotgefärbten Zellsaft auch in den noch wachsenden Zellen erwarten zu können.

Auch diese Pflänzchen zeigten die beschriebenen Erscheinungen in ganz ähnlicher Weise, doch lieferte die Untersuchung der noch wachsenden Zonen keine nähere Auskunft, weil die Zellen ebenfalls ungefärbten Zellsaft enthielten und die Anthozyanbildung erst anfängt, sobald das Zellenwachstum aufgehört hat. Es konnte also hier nur mit solchen roten Zellen, welche schon ausgewachsen waren, experimentiert werden. Nach kräftiger Reibung der Epidermis zeigten aber auch diese bei 250maliger Vergrößerung ganz deutlich das oben beschriebene Austreten der Tröpfchen in die Interzellularen, so daß diese Erscheinung offenbar nicht auf die fast ausgewachsenen Zellen beschränkt ist.

Obwohl der rote Zellsaft der unterliegenden Zellen die scharfe Beobachtung erschwerte, schien es mir doch, daß die stellenweisen Unterbrechungen keine Änderung in der Intensität der roten Färbung veranlaßten; und da solches doch zu erwarten war, wenn ungefärbte Flüssigkeit in die Interzellularen eingetreten wäre, so könnte daraus, vorläufig wenigstens, abgeleitet werden, daß hier wohl eine gefärbte Flüssigkeit, und zwar eine dem Zellsaft ähnlich gefärbte, ausgestoßen war, mit anderen Worten, daß die unterbrechenden Tröpfchen tatsächlich ein Teil des unveränderten Zellsaftes darstellten.

Auf die Erklärung dieser Erscheinungen kommen wir weiter unten zurück.

4. Wenn man die in oben beschriebener Weise durch Reibung gereizte Keimpflänzchen zwischen Glasplatten, welche durch eine Umrahmung von dickem Löschpapier voneinander getrennt sind, weiter kultiviert, so zeigt sich am nächsten Tage wieder eine neue Erscheinung, und zwar ist an den mehr oder weniger in die Länge gewachsenen Würzelchen dann eine Verdickung aufgetreten.

Bei allen untersuchten Arten kam diese Verdickung an übereinstimmender Stelle vor, und zwar in jener Zone der Wurzel, welche am Tage vorher, während der Reibung also, aus nur noch wenig ausgewachsenen Zellen aufgebaut war. Oberhalb der Verdickung liegt dann auch immer die durch die Reizung dünner gewordene Stelle; diese ist währenddem meistens wenig dicker geworden und enthält auch kaum mehr Luft als sofort nach der Reizung.

An der Verdickung hat Zellvermehrung in radialer Richtung keinen Anteil und so zeigt sich, daß die Zellen weniger wie sonst in die Länge ausgedehnt sind, dagegen viel mehr in radialer Richtung. Unterhalb der Anschwellung setzt die Wurzel sich allmählich wieder in die zylindrische Form mit üblichem Durchmesser fort.

Wie sehr die Form der Zellen an der verdickten Stelle sich geändert hat, geht aus den nachfolgenden Messungen, an Sinapis-Wurzeln vorgenommen, hervor.

Im dünnsten und im dicksten Teile der Wurzel maßen die Zellen:

	dünnster Teil	dickster Teil	Verhältnis
in der Längsrichtung	0,35 mm	0,14 mm	1 : 0,4
in radialer Richtung	0,19 „	0,18 „	1 : 1,5

Die Oberfläche dieser Zellen und auch ihr Inhalt (wenn man annimmt, daß ihre Dimension sich in tangentialer Richtung kaum geändert hat) würden sich demnach verhalten wie 10 : 6, so daß die Zellen in der lokalen Anschwellung ein deutlich geringeres Volumen aufweisen.

Die Anschwellung zeigte sich bei den verschiedenen Pflänzchen sehr verschieden groß, wie aus untenstehenden Zahlen zu ersehen ist; bisweilen ist sie selbst recht ansehnlich, doch scheint zumal die Intensität der Reizung dabei maßgebend zu sein.

Die Zahlen in der Tabelle beziehen sich alle auf Messungen der Durchmesser, welche etwa 24 Stunden nach der Reizung vorgenommen wurden (Tabelle s. S. 18).

Die Reizreaktion ist innerhalb 24 Stunden vollständig abgelaufen; der beste Beweis hierfür ist wohl, daß eine Wiederholung der Reizung dann wiederum den ähnlichen Erfolg hervorruft. So wurde eine Keimwurzel von Lupinus 3 Tage hintereinander gereizt, und diese zeigte dann

	Durchmesser im		Unterschied	
	dünnsten Teil in mm	dicksten Teil in mm	in mm	in %
Sinapis alba	0,43	0,85	0,42	98
Helianthus annuus . . .	0,85	0,95	0,10	12
Pisum sativum	0,69	0,95	0,26	38
Lupinus luteus	0,90	1,30	0,40	44
Onopordon bracteatum .	0,44	0,58	0,14	32
Mirabilis Jalapa	0,57	1,14	0,57	100
Impatiens glanduligera .	0,57	0,71	0,14	24
Euphorbia Lagascae . . .	0,65	0,90	0,25	38
Nigella aristata	0,38	0,52	0,14	31
Beta vulgaris	0,40	0,59	0,19	47
Raphanus sativus	0,50	0,79	0,29	58
Avena sativa	0,32	0,81	0,49	153

schließlich auch drei gesonderte verdickte Stellen, einzelne Millimeter voneinander entfernt: die Längenzunahme, welche am ersten Tage nicht gemessen wurde, betrug am zweiten $6^1/_2$ mm, am dritten $4^1/_4$ mm, und am vierten, als also am Tage vorher die Wurzel nicht wieder gereizt wurde, $9^3/_4$ mm, ein Beweis also wiederum, daß die Reibung das Längenwachstum erheblich beeinträchtigt.

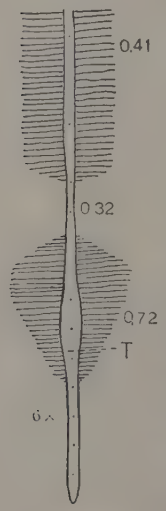


Fig. 5.

Wenn man die gereizten Pflänzchen zwischen zwei Glasplatten weiter kultiviert, sieht man, daß die dünnste Stelle, welche sich gleich unterhalb der früher schon vorhandenen Wurzelhaare befindet, keine neuen Haare gebildet hat, daß diese aber in ganz normaler Weise wieder dort auftreten, wo die Verdickung anfängt.

Das ganze Verhalten solcher Würzelchen wird durch nebenstehende Fig. 5, welche bei sechsmaliger Vergrößerung ein schematisches Bild von einer Wurzel von Sinapis, etwa 24 Stunden nach der Reizung, gibt, verdeutlicht. Die danebenstehenden Zahlen 0,41, 0,32 und 0,72 geben die Dicke, in Millimeter, an den betreffenden Stellen an; die Wurzelhaare sind der Länge nach genau angegeben.

Die Pünktchen auf der Wurzel geben Millimeter an, und der Buchstabe „T" die Stelle, an welcher im Momente der Reibung die Wurzelspitze sich befand. Das Längenwachstum seitdem betrug daher 5,3 mm und die Verdickung 0,40 mm oder 125%.

Schließlich soll noch nachdrücklich hervorgehoben werden, daß alle untersuchten Pflänzchen alle die beschriebenen Erscheinungen und auch

in derselben Weise zeigten, so daß wir es hier wohl mit einem allgemein vorkommenden Verhalten zu tun haben.

Wir wollen jetzt untersuchen, wie die beobachteten Ergebnisse zu erklären sind.

ad 1. Die Beobachtungen unterm Mikroskop zeigten, daß die stattfindende Unterbrechung der Luftfäden verursacht wird durch anfangs kleine, nachher stets größer werdende Flüssigkeitströpfchen, welche immer seitlich in die Interzellularen eindringen. Die Tropfen können unbedingt nur aus den angrenzenden Parenchymzellen stammen, so daß jetzt nur die Frage vorliegen würde, ob sie nur aus reinem Wasser oder aus Zellsaft bestehen. Selbst wenn man die oben erwähnten Versuche mit den ausgewachsenen Zellen der Würzelchen der roten Rübe als ungenügend betrachtet, kann es, schon aus theoretischen Gründen, nicht zweifelhaft sein, daß es in der Tat Zellsaft ist, welcher austritt. Die theoretischen Gründe wurden schon oben (S. 10) bei der Besprechung von Mimosa erwähnt.

Wird also bei der Reizung ein Teil des Zellsaftes ausgestoßen, so kann dieses nur geschehen, wenn die Vakuolenwand ihre Eigenschaft der Semipermeabilität verliert und also für alle Substanzen permeabel geworden ist. Wenn es nachher, durch weitere Untersuchungen, bestätigt wird, was oben für Beta als vermutlich beschrieben wurde, daß eine gefärbte Flüssigkeit in die Interzellularen übertrat, so würde dieses wohl der beste Beweis einer vollständigen Permeabilität der Vakuolenwand sein, weil dann auch so große Moleküle wie die des Anthozyans durchgelassen wären.

Der Versuch mit Beta lieferte übrigens noch den Beweis, daß auch die erwachsenen Zellen des Würzelchens dieselbe Erscheinung zeigten, wie die der fast erwachsenen von Beta und von den übrigen Versuchspflanzen; es liefert dieser Erfolg also genügende Anregung, um diese mikroskopischen Untersuchungen auch auf andere erwachsene Gewebe auszubreiten.

ad 2. Wenn die Vakuolenwand in einem gewissen Augenblick permeabel wird, so bekommt die elastisch gespannte Zellwand in dem Momente Gelegenheit, einen Teil des Zellsaftes in die Interzellularen hineinzutreiben; die ausgestoßene Flüssigkeit wird dann unter einem gewissen Druck in die Interzellularen gelangen. Wenn nun die Luftfäden leicht verschiebbar wären (was bisweilen bei größeren oder kleineren solcher Fäden tatsächlich der Fall ist), so würde dieses ohne Zweifel stets und überall stattfinden, und so schließlich alle Luft aus dem gereizten Teile in den benachbarten, nicht gereizten, getrieben

werden. Da jedoch der Widerstand in den so engen Interzellularen offenbar ein zu großer ist, so daß die Fäden nicht von der Stelle rücken, so wird jener Druck die Luft zusammenpressen, und zwar so lange, bis er mit der gesteigerten Spannung der Luft in Gleichgewicht geraten ist. Wegen dieses Widerstandes gelingt es den gespannten Zellwänden auch nicht, sich vollständig zusammenzuziehen, so daß eine gewisse Spannung, und also ein gewisser Turgor, in den Zellen zurückbleibt. Daß dieses der Fall ist, folgt daraus, daß die gereizte Wurzel niemals ganz schlaff ist, und erst bei Anwendung einer stark plasmolysierenden Lösung in diesen Zustand gerät.

Daß, nach der Reizung, die Luftblasen in den Interzellularen kleiner werden, soll also dem dort auftretenden stark gesteigerten Druck zugeschrieben werden, und daß sie schließlich völlig verschwinden, muß erfolgen, weil bekannterweise die Löslichkeit der Gase bei steigendem Druck zunimmt.

ad 3. Die Verringerung der Wachstumsgeschwindigkeit der Keimwurzel nach der Reizung ist die notwendige Folge der Turgorsenkung der Zellen in den wachsenden Zonen; das Ausbleiben der Bildung der Wurzelhaare, genau an der am meisten gereizten Stelle, wie es Fig. 5 angibt, muß ohne Zweifel derselben Ursache zugeschrieben werden.

Daß die beschriebenen Erscheinungen schon auftreten können nach sehr geringer Reibung, z. B. wenn man sie nur einmal zwischen den angefeuchteten Fingern hindurchzieht, zeigt, wie äußerst vorsichtig man mit den Würzelchen verfahren soll, damit sie noch für physiologische Versuche brauchbar sind. Die bekannte Tatsache, daß Keimwurzeln, wenn man sie entweder in Wasser oder in mit Wasserdampf gesättigter Luft wachsen läßt, sich nur selten in normaler Weise verhalten, könnte vielleicht auch dieser großen Reizbarkeit zugeschrieben werden.

Daß das Wachstum gereizter Wurzeln allmählich wieder normal wird, scheint mir nicht so einfach zu erklären zu sein, weil dabei wohl verschiedene Umstände zu berücksichtigen wären. Wir werden daher hier nicht weiter darauf eingehen, doch soll nur betont werden, daß die Versuche zeigten, daß die fast ausgewachsenen Zellen nach der Reizung den ausgestoßenen Zellsaft nicht wieder so leicht aufnehmen, weil ein Tag nach der Reizung die Dicke der gereizten Stelle meistens nicht oder kaum zugenommen hatte, und dementsprechend auch die Luft in die Interzellularen kaum zurückgekehrt war.

ad 4. Wie es kommt, daß die Art des Wachsens der Zellen der jüngeren Wurzelzonen derart geändert wird, daß diese nach der Reizung in der Längsrichtung viel weniger, in der radialen Richtung dagegen

um soviel kräftiger auswachsen, ist bis jetzt nicht zu erklären. Wenn man bedenkt, daß die Turgorkraft nur das Wachstum, die Volumenvergrößerung im allgemeinen, bedingt und daß die Verlängerung der Zelle in bestimmter Richtung dagegen von der Ausdehnungsfähigkeit, von der Resistenz der Zellwand in jener Richtung abhängt, so würde man in diesen Fällen gerade an eine Elastizitätsveränderung von bestimmten Flächen der Zellwände denken, ähnlich vielleicht wie z. B. die geotropische und heliotropische Krümmung der Sporangienträger von Mucor nur durch das Eintreten einer lokal verringerten Elastizität der Zellwandung an der konvexwerdenden Seite erklärt werden kann.

Schon vor vielen Jahren hat Noll[1]) durch Dehnungsversuche gezeigt, daß bei Reizkrümmungen die Membrane der konvexwerdenden Seite dehnungsfähiger werden, während die der konkaven Seite dagegen weniger wie sonst in ihrer Dehnbarkeit gefördert werden. Diese Versuche scheinen ziemlich vergessen zu sein.

Es sei hier weiter daran erinnert, daß mehrere Fälle bekannt sind, in welchen ein durch irgendeine Ursache geschwächtes Längenwachstum zu einer kräftigen Entwicklung in die Dicke führt.

Schon Vöchting hat solche Fälle beobachtet, als er die Bewegungen der Blütenknospen von Papaver untersuchte[2]). Wenn nämlich solche noch hängende Knospen in ihrem Streben, sich beim Erwachsenwerden aufzurichten, verhindert wurden, indem man sie z. B. mit einem Gewicht beschwerte, so verringerte sich alsbald das Längenwachstum, aber dieses wurde von einer abnormalen Anschwellung der wachsenden Strecke begleitet; selbst fügt er daran zu, daß jede Hemmung ihres Längenwachstums einen solchen Erfolg nach sich zieht und daß währenddem neue Zellteilungen nicht auftreten.

Auch bei geotropischen Krümmungen zeigen Keimpflanzen ähnliches; durch mehrere Versuche mit Keimwürzelchen von Pisum und Lupinus und mit Keimwurzeln und Hypocotylen von Sinapis habe ich mich nochmals davon überzeugt, daß die geotropisch gekrümmten Organe deutlich, über eine größere oder geringere Strecke, dicker sind wie die normal senkrecht gewachsenen. So waren bei jungen Keimpflänzchen von Sinapis, welche in lockerer Erde gekeimt hatten und dann sehr vorsichtig herausgenommen und umgekehrt wieder eingepflanzt wurden, die Würzelchen am nächsten Tag im Mittel um 26% dicker (im Maximum 41%) als die normalgewachsenen, und die Hypocotyle im Mittel 31%

1) Vgl. hierzu: Noll, Arb. des bot. Inst. Würzburg, 1888, Bd. III, S. 529.
2) Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn 1882, S. 120—124.

dicker. Die Unterschiede sind somit nicht gering und schon mit bloßem Auge zu sehen.

Auch bei sonstigen Wachstumshemmungen, durch innere oder äußere Ursachen veranlaßt, sieht man Verdickung auftreten. So wenn eine Wurzel, in festem Boden wachsend, auf ein Hindernis stößt (Sachs, Exp. Phys., S. 94), bei negativem Heliotropismus usw. Möglicherweise geht dasselbe ebenfalls vor bei den normalen Wurzelverkürzungen, welche de Vries eingehend untersuchte (1880) weil dabei ähnliche Dimensionsveränderungen der Parenchymzellen auftreten wie oben (S. 17) für Sinapis angegeben wurden.

Wenn man nun annimmt, daß auch das normale, senkrechte Wachstum als eine Reaktion auf den Schwerkraftreiz aufgefaßt werden kann[1]), wie es mir wahrscheinlich vorkommt, so folgt daraus, daß, wie in der erwähnten Abhandlung ausführlich dargetan wird (S. 21 und 24; S. 175 und 178 der englischen Übersetzung), tatsächlich in beiden Fällen, also bei Papaver sowie für die geotropische Krümmung im allgemeinen, die Reizung der Schwerkraft eine Verringerung erfahren haben müßte, und daß ein langsameres Längenwachstum die Folge war, welches dann wieder von einer Vergrößerung des Durchmessers begleitet wurde.

Es würde gewiß von noch größerem Gewichte sein, wenn auch umgekehrt eine unter derartigen Umständen auftretende abnormale Verdickung der Beweis einer Verringerung des Schwerkraftreizes wäre, weil dieses einen direkten und bleibenden, in anderer Weise nicht zu erbringenden, Nachweis liefern würde, daß eben eine solche Verringerung stattgefunden hatte.

Durch viele und mit Hilfe äußerst genauer Instrumente ausgeführte Versuche hat Blaauw[2]) gezeigt, daß ein kräftiger Lichtreiz ebenfalls imstande ist, das Längenwachstum zu beeinträchtigen; es lag daher für mich nahe, zu untersuchen, ob die oben beschriebenen Erscheinungen auch in diesen Fällen auftreten. Einer der Versuche, welcher diese Frage beantworten sollte, war folgender.

14 Keimpflänzchen von Sinapis, 20—40 mm lang, wurden ganz nahe aneinander in eine feuchte Glasschale gelegt, und von unten mit einer 1200kerzigen Osramlampe, welche in einer Entfernung von 24 cm

---

1) J. M. Janse, Over prikkeling bij auxotonische bewegingen, Verslag Vergadering Wis- en Natuurkund. Afd. Kon. Ak. te Amsterdam 1923, Dl. 32, S. 17—32. Englische Übersetzung: „On stimulation in auxotonic movements". Proc. Roy. Ac. Amsterdam 1923, Vol. 26, S. 171—186.

2) Licht und Wachstum, Zeitschr. f. Botanik, 1914, Bd. 6, S. 642; 1915, Bd. 7, S. 502; Mededeel. Landbouw Hoogeschool Wageningen, 1918.

aufgestellt war, beleuchtet; ein kleiner Spiegel wurde oberhalb der Pflänzchen aufgestellt, so daß die Wurzeln von beiden Seiten beleuchtet wurden; die Dauer der Beleuchtung betrug 65 Minuten. Alle die zuvor viel Luft enthaltenden Würzelchen waren am Ende des Versuchs ganz durchsichtig, welches auch hier, wie es die mikroskopische Beobachtung lehrte, durch eine ansehnliche Verringerung der Luft in den Interzellularen hervorgerufen wurde.

Dann wurden alle die Pflänzchen in senkrechter Stellung weiter kultiviert zwischen zwei Glasscheiben, durch dickes, feuchtes Löschpapier voneinander getrennt. Nach 6 Stunden waren die Würzelchen so gut wie gar nicht gewachsen, doch waren sie in 24 Stunden von 2 bis 11 mm länger geworden. Das Wachstum war also durch die Beleuchtung zwar stark gestört, doch hatte diese keine dauernde Schädigung herbeigeführt. Wurzelhaare hatten sich in den nächsten 24 Stunden in ähnlicher Weise wie bei den durch Reibung gereizten entwickelt, während auch die lokale Verdickung, genau an übereinstimmender Stelle, zum Vorschein getreten war.

Die Messungen ergaben die in der Tabelle verzeichneten Zahlen, in Millimetern; die Würzelchen sind aufgestellt in der Reihenfolge des abnehmenden Längenwachstums:

Nr.	1	2	3	4	5	6	7	Mittel
Durchmesser an der dünnsten Stelle	0,54	0,54	0,54	0,50	0,57	0,63	0,60	0,56 mm
„ „ „ dicksten „	0,65	0,69	0,63	0,63	0,72	0,79	0,76	0,70 „
Dickenzunahme in Millimeter . . .	0,11	0,15	0,09	0,13	0,15	0,16	0,16	0,14 „
„ „ %	20	28	17	26	26	25	27	24 %
Längenwachstum in Millimeter . .	11,0	11,0	10,0	10,0	10,0	10,0	7,5	10,0 mm

Nr.	8	9	10	11	12	13	14	Mittel
Durchmesser an der dünnsten Stelle	0,60	0,54	0,63	0,63	0,66	0,57	0,60	0,61 mm
„ „ „ dicksten „	0.76	0,76	0.95	0,77	0,76	0,80	1,01	0,83 „
Dickenzunahme in Millimeter . .	0,16	0,22	0,32	0,14	0,10	0,23	0,41	0,22 „
„ „ %	27	41	51	22	15	40	68	38 %
Längenwachstum in Millimeter . .	6,5	6,5	5,0	4,5	4,0	3,0	2,0	4,5 mm

Wie man sieht, trat in allen Würzelchen eine ziemlich erhebliche Verdickung auf. Auch hier zeigt sich ein direkter Zusammenhang zwischen der Störung im Längenwachstum und der Verdickung: die sieben Wurzeln (Nr. 1—7), welche am meisten gewachsen waren, im Durchschnitt 10 mm, zeigten im Mittel eine Verdickung von 24%, während die übrigen sieben (Nr. 8—14) nur 4,5 mm länger geworden waren und sich im Durchschnitt um 38% verdickt hatten. Die am

wenigsten zugenommen hatte in Länge (Nr. 14), nl. 2 mm, zeigte selbst eine Verdickung von 68%.

Geringe Krümmungen machten sich an einzelnen Wurzeln bemerkbar, wohl als Folge eines unvermeidlichen Unterschiedes der Reizung an verschiedenen Seiten; die Biegung trat stets in der verdickten Stelle auf.

Diese Ergebnisse zeigen also eine vollkommene Übereinstimmung zwischen der Art und Weise, in welcher die Keimwürzelchen auf Reibung und der, in welcher sie auf eine Reizung durch hohe Lichtintensitäten reagieren, so daß hieraus folgt, daß die von Blaauw beobachtete Wachstumsverzögerung, welche er „Lichtwachstumsreaktion" nannte, ebenfalls auf dem Permeabelwerden der Vakuolenwandung bestimmter Zellen beruhen muß. Bei mikroskopischer Untersuchung seiner Versuchspflänzchen würde ihm dann ohne Zweifel ebenfalls die mehr oder weniger vollständige Infiltration des Parenchyms aufgefallen sein.

Das Ergebnis der letzteren Versuche muß nun wohl eine ganz andere Deutung liefern als diejenige, welche Blaauw seinen Versuchen für die Erklärung der heliotropischen Bewegungen beigelegt hat. Die „Lichtwachstumsreaktion" kann jetzt kaum mehr als eine Regulierung des Wachstumsprozesses zum Zwecke des Zustandekommens einer phototropischen Krümmung, wie solches zu verlangen wäre, aufgefaßt werden, weil doch die intensive Beleuchtung offenbar eher als eine tiefeingreifende prinzipielle Störung des Wachstumsprozesses durch teilweise Aufhebung des Turgors zu betrachten ist. Und wie die phototropische Krümmung normalerweise zustande kommt, geht aus dem Versuche Blaauws ebensowenig hervor.

Eben in bezug auf die Untersuchungen Blaauws wurden die in der Tabelle auf S. 18 angeführten Arten: Raphanus sativus und Avena sativa untersucht, weil es ihm bei diesen Arten nicht gelang, eine Lichtwachstumsreaktion hervorzurufen. Für Reibung waren sie dagegen nicht weniger empfindlich wie die übrigen Arten; Avena zeigte selbst eine ansehnliche, in der Tabelle selbst maximale Verdickung von nicht weniger als 153%.

Es ist nun außerdem wohl wahrscheinlich geworden, daß auch andere Reize die nämlichen Reaktionen in Keimwurzeln, und vielleicht ebenfalls in anderen, noch wachsenden oder auch in schon ausgewachsenen Organen hervorzurufen vermögen, so daß hiermit ein großes Feld neuer Untersuchungen eröffnet ist.

Nachdem wir also gesehen haben, daß nicht nur bei den eigentlichen Nastien, sondern auch in vielen anderen Fällen, welche sonst nicht zu dieser Bewegungsgruppe gerechnet werden, das Permeabelwerden der Vakuolenwände als die primäre Reizreaktion zu betrachten wäre, wollen wir jetzt die Tropismen besprechen.

Das Charakteristische dieser Krümmungsbewegungen besteht darin, daß sie den Zweck haben, den betreffenden Pflanzenteil dauernd zu orientieren, wenn Veränderungen in inneren oder äußeren Umständen solches veranlassen. Einseitige Turgorvergrößerung, nachher durch Zellwandverdickung fixiert, also Wachstum, werden als das Charakteristische bei diesen Erscheinungen, im Gegensatz zu den Nastien, angegeben. Die beiden scheinen dadurch selbst scharf voneinander getrennt zu sein, doch sind sie es eigentlich nur, wenn man ausschließlich das Endresultat des Vorganges beachtet; wenn dagegen auch der Anfang der Krümmung dabei in Betracht gezogen wird, so erscheint die Sache in einem anderen Lichte.

Die Tropismen zeigen nämlich nicht nur ein einseitig verstärktes Wachstum an der konvexwerdenden Seite, sondern auch ein Zurückbleiben in der Länge an der konkavwerdenden Seite, oder selbst geht eine Verkürzung damit Hand in Hand. Das letzte war nun eben für die bisher besprochenen Bewegungen das Charakteristische, weil sie dort die Krümmung allein verursachten.

Schon die allerersten Untersucher des Wachstumsverhaltens bei Geotropismus und Heliotropismus haben sich ganz scharf in dieser Richtung ausgesprochen[1]).

Während Beschleunigung des Wachstums nur dann auftritt, wenn eine schnellere Steigerung der wasseranziehenden Kraft (osmotischer Druck) des Zellsaftes stattfindet, und Verzögerung auf eine weniger schnelle Zunahme deutet, so kann Verkürzung jedoch nur durch Austreten von Zellsaft, also durch Permeabelwerden der Vakuolenwand, zustande kommen, wie solches schon oben dargetan wurde.

Die beiden Vorgänge, welche also zusammen die tropistische Bewegung hervorrufen, sind daher entgegengesetzter Art: die erstere verkürzt die eine Flanke, während die zweite die gegenüberliegende verlängert, obwohl beide durch denselben Reiz eingeleitet werden. Sie brauchen nicht in direkter Weise voneinander abhängig zu sein, obwohl

1) Vgl. z. B. J. Sachs, Flora 1873, Bd. 56, S. 324, sowie in Arbeiten bot. Inst. Würzburg 1888, Bd. III und die dazugehörigen Tafeln I, III u. IV; H. Müller, Über Heliotropismus. Flora 1876, Bd. 59, S. 92.

es auch möglich wäre, daß ein bestimmter Zusammenhang zwischen beiden besteht.

Da die Verkürzung also auf Austreten von Zellsaft beruhen muß, und dieses stets schnell eintreten kann, jedenfalls schneller als die Steigerung des osmotischen Drucks der Lösung, müßte die Verkürzung wahrscheinlich die primäre Erscheinung darstellen, und die anderseitige Verlängerung erst nachher auftreten. Hierzu muß jedoch beachtet werden, daß ein plötzliches und völliges Durchlässigwerden der Vakuolenwand zwar eine schnelle Bewegung hervorrufen würde, wie bei Mimosa, daß es jedoch gar nicht notwendig ist, daß die Durchlässigkeit immer so plötzlich und so ganz vollständig auftritt. Ein schwacher Reiz könnte sie langsamer und weniger vollkommen eintreten lassen, so daß das Austreten des Zellsaftes daher eigentlich in jedem beliebigen Tempo stattfinden kann.

Selbst wenn eine Zelle noch im Stadium des Wachstums verkehrt, kann die Vakuolenwand durch irgendeinen Reiz permeabel werden, wie z. B. in den oben beschriebenen Versuchen mit Keimwurzeln. Das Wachstum muß dadurch verzögert werden, doch hängt es dann einerseits von der Zufuhr gelöster Teilchen in die Vakuole, andererseits von dem Maße der hervorgerufenen Permeabilität ab, ob das Organ dann noch ein wenig wächst, oder die gleiche Länge beibehält, oder ob es schließlich sich sogar verkürzt.

Die mechanisch einfachsten Beispiele tropistischer Krümmungen sind die Bewegungen, welche in Knoten stattfinden, weil diese kein allgemeines Längenwachstum mehr zeigen und zur einseitigen Verlängerung das Wachstum an der bestimmten Stelle erst wieder angeregt werden müssen. Bei diesen wächst die Konvexseite stets sehr stark, während die Konkavseite sich entweder nur wenig oder auch gar nicht verlängert, sondern im Gegenteil meistens sich so sehr verkürzt, daß sie sehr scharfe Falten werfen kann. Es wurde dieses letztere vielfach als ein weiterer Beweis des kräftigen Wachstums der Konvexseite aufgefaßt, welcher also selbst das Parenchym an der Konkavseite zusammendrücken würde, doch an ein selbständiges Sichverkürzen wurde nicht gedacht; und doch entspricht eine solche Auffassung den Erscheinungen unbedingt besser.

Wird bei diesem Vorgange ein Teil des Zellsaftes tatsächlich an der Konkavseite ausgestoßen, so nehmen dieselben Zellen ihn sicher nicht mehr auf, weil sie sich nachher nicht wieder verlängern, wie solches bei den Nastien stattfindet. Innerhalb der Interzellularen verbleibt der Zellsaft dann auch wohl nicht, so daß dann nur noch die

Möglichkeit übrig bliebe, daß die Zellen der konvexwerdenden Seite ihn aufnähmen, wodurch dann so ihr Turgor sich steigern würde.

Wenn diese Auffassung richtig ist, und dann also die Aufnahme des Zellsaftes später als das Ausstoßen eintritt, so müßte die ganze Bewegung sozusagen in zwei Phasen verlaufen: anfangs die Verkürzung der Konkavseite und nachher erst die Verlängerung an der Konvexseite. Zwischen beiden Phasen wäre dann wohl ein Stillstand oder wenigstens eine Verzögerung der Bewegung bemerkbar, während umgekehrt ein solcher Verlauf der Bewegung in zwei Phasen eine Stütze liefern würde für unsere Auffassung. Nur neue Beobachtungen können diesen Punkt wahrscheinlich entscheiden.

Wie dem aber auch sei, hier kommt es nur darauf an, daß auch bei den Krümmungen in den Knoten die einseitige Verkürzung des Gewebes eine nicht unbedeutende Rolle spielt.

Aber auch für andere Tropismen müßte solches Geltung haben; so für die geotropischen Krümmungen.

Im dritten Bande der Arbeiten des Botanischen Instituts zu Würzburg (1888) gab Sachs einige Tafeln mit Zeichnungen in natürlicher Größe von negativ geotropisch sich krümmenden Pflanzenteilen. Die beigeschriebenen Zahlen beweisen, daß auch bei wagerecht gestellten Pflanzenteilen die Schwerkraft das Wachstum an der Konkavseite beeinflußt, daß die dabei eintretende Hemmung jedoch sofort aufhört, sobald die Spitze wieder in senkrechte Stellung gelangt ist, d. h. sobald der einseitige Krümmungsreiz zu wirken aufgehört hat.

Was den Heliotropismus angeht, so gilt dasselbe. Schon Müller (l. c., S. 92) erwähnt (und zwar in Sperrdruck) als Resultat seiner Versuche: „Die heliotropische Krümmung ist begleitet von einer Wachstumsdifferenz der beleuchteten und der von der Lichtquelle abgewendeten Seite, und zwar habe ich auf alle Fälle konstatiert, daß die konkave Seite weniger rasch wächst, als bei gleich intensiver allseitiger Beleuchtung. Daß dagegen das Wachstum der konvexen Seite bei einseitiger Beleuchtung beschleunigt wird, ist zwar sehr wahrscheinlich, konnte aber bis jetzt nicht experimentell festgestellt werden.

Die Hemmung, welche die beleuchtete Seite in ihrem Wachstum erfährt, kann sogar als Verkürzung auftreten, wenn nämlich die Wachstumsgeschwindigkeit der sich krümmenden Stengelzone schon vor dem Versuch eine geringe, die Krümmung durch günstige Umstände doch eine bedeutende ist."

Es ist diese also dieselbe Hemmung, welche Blaauw bei seinen Versuchen mit allseitiger Beleuchtung von Keimwurzeln konstatierte.

Die letzteren geben aber, wie mir scheint, außerdem Aufschluß über die soeben aufgeworfene Frage, ob die tropistischen Reizkrümmungen in zwei Phasen verlaufen: die Verkürzung an der Konkavseite und die Verlängerung an der konvexen.

Wenn dieses überhaupt der Fall ist, so tritt entweder die Verkürzung zuerst auf, oder Verkürzung und Verlängerung treten zu gleicher Zeit ein, oder schließlich die Bewegung fängt mit der Verlängerung an; eine vierte Möglichkeit gibt es nicht.

Untersucht man nun die Pflanzenteile bei allseitig gleicher Reizung schon nach kurzer Zeit, so muß das Organ im ersten Falle eine Verkürzung oder wenigstens ein geschwächtes Wachtstum zeigen, im zweiten weder Verkürzung noch Verlängerung, im dritten dagegen eine Verlängerung.

Da nun Blaauw, der seine Versuche gerade in jener Weise einrichtete, stets eine Verringerung des Wachstums beobachtete, so muß auch bei der gewöhnlichen Krümmung diese wohl zuerst eintreten und der Phase der Verlängerung vorangehen, was also völlig mit unseren obigen Betrachtungen übereinstimmt. —

Aus dieser Zusammenstellung der verschiedenen Beobachtungen geht also hervor, daß eine Verkürzung der einen Seite des sich krümmenden Pflanzenteils allen jenen Krümmungen, Nastien sowie Tropismen, gemeinsam ist, und daß sie bei den Nastien die einzige, bei den Tropismen die Ursache der ersten Bewegungsphase darstellt. Der Unterschied zwischen beiden Bewegungsformen bestände dann möglicherweise darin, daß der ausgestoßene Zellsaft bei den Nastien von den Zellen derselben Seite, die ihn austreten ließen, bei den Tropismen von den Zellen der gegenüberliegenden Seite aufgenommen wird.

Daß nach kurzer Reizung jeder Tropismus aus sich selber wieder zurückgeht, möchte als weitere, und nicht unwichtige, Übereinstimmung mit den Nastien gelten.

Daß das normale, geradlinige Wachstum nach beendeter Reizwirkung sich wieder einstellt, kommt zwar bei vielen Tropismen vor, doch nicht bei allen (Knoten), und kann somit kaum als Unterschied zu den Nastien gelten. Alles in allem wäre der Unterschied zwischen beiden Bewegungsformen daher viel weniger tiefgreifend, als bisher angenommen wird, während die stets vorkommende einseitige Verkürzung dagegen mehr auf eine Verwandtschaft hindeutet.

Wenn nun also Tropismen und Nastien in ihrem primären Reizerfolge sich so ähnlich verhalten, so geht es kaum an, sie gerade wegen dieselben Erscheinungen so scharf voneinander zu trennen und scheint

es eher zweckmäßig, sich nach einer anderen, rationelleren Gruppierung umzusehen; diese müßte dann aber nicht auf ihrer mechanischen Ursache, sondern auf dem, was die eigentliche Veranlassung zu den verschiedenartigen Krümmungen bildet, beruhen.

Es ist nun bekannt, daß es unter den sich krümmenden Organen solche gibt, deren Bewegungen nur in einer von vornherein bestimmten Weise stattfinden können, weil sie gänzlich von den anatomischen und physiologischen Eigenschaften der sie aufbauenden Zellen und Gewebe beherrscht werden, während bei anderen dagegen die Bewegung in keiner Hinsicht, weder in Richtung noch in Amplitudo vorgeschrieben ist.

Den ersteren Krümmungen würde der Name „Zwangsbewegungen" beigelegt werden können, weil die Organe sozusagen durch unveränderliche Umstände gezwungen sind, diese und keine andere Bewegung zu vollbringen, während „Suchbewegung" wohl einen geeigneteren Namen für die der zweiten Gruppe bilden würde, weil dabei der Pflanzenteil eine Richtung einzunehmen sucht, welche nicht von vornherein bestimmt ist.

Wir wollen diese beiden Gruppen und ihre Eigentümlichkeiten hier kurz besprechen.

I. Zwangsbewegungen.

Die Zwangsbewegungen wären somit solche, welche in ihrer Art durch Bau und Eigenschaften der den Pflanzenteil aufbauenden Gewebe bestimmt werden. Ihre Bewegung ist daher an eine von vornherein festgelegte Ebene gebunden, während außerdem die Amplitudo eine kaum veränderliche ist, so daß das Organ fast stets dieselbe Endstellung und auf stets gleichem Wege erreicht.

Umgekehrt könnte man dann auch sagen, daß jede Bewegung, welche in dermaßen vorgeschriebener Weise stattfindet, zu den Zwangsbewegungen gerechnet werden müßte.

Als erstes Beispiel möge wieder Mimosa und Verwandte erwähnt werden, bei welchen bei genügend starker Reizung die Bewegungen im Hauptgelenke, in den Blattstielgelenken und in denen der Blättchen stets in den bestimmten Ebenen und um einen bestimmten Winkel stattfinden. Der Reiz gibt dabei also einfach die Veranlassung zum Zustandekommen der Bewegung, ohne aber selber darin modifizierend einzugreifen.

Für viele andere Krümmungen, zumal bei allen Nastien, wie z. B. das Zusammenklappen der Blatthälften von Dionaea und Aldro-

vanda, die Bewegungen der Antheren von Berberis usw., vom Stempel von Mimulus, des Labellums von Peristylis und zahlreiche andere gilt vollkommen dasselbe, weil alle diese Teile nur zu einer Stellungsveränderung in einer einzigen Ebene fähig sind.

Aber auch die Ranken sollten dann in dieser Gruppe einen Platz finden, und zumal die bilateral gebauten unter ihnen, weil ihre Krümmungsebene ebenfalls gänzlich von ihrem Bau bedingt wird.

Auch das Öffnen und Schließen von Blüten, sowie auto-nyctitropische Bewegungen könnten dazu gerechnet werden, eben aus denselben Gründen wie oben angegeben.

Wenn also der Reiz gar nicht modifizierend auf die Art der Bewegung einwirkt, so ist von vornherein anzunehmen, daß auch andere Reize, wenn sie überhaupt auf den betreffenden Pflanzenteil einwirken, genau dieselben Bewegungen veranlassen müssen, und dagegen nie Stellungsänderungen abweichender Art hervorrufen werden.

Das ist nun eben dasjenige, was die verschiedenen Untersuchungen gelehrt haben: so werden genau dieselben Bewegungen von Mimosa pudica, welche in der Natur durch Berührung oder Stoß veranlaßt werden, außerdem durch Verwundung, starke lokale Erhitzung oder durch galvanischen Strom hervorgerufen.

Bei Aldrovanda vesiculosa wird, nach den Untersuchungen von Czaja[1]), das Zusammenklappen der Blatthälften nicht nur durch Berührung der Sinneshaare, sondern auch durch Stoß gegen die Außenseite der Blätter, durch Induktionsschläge, durch Abkühlung unter 10° C, durch Erwärmen auf 40°—45° C, sowie durch chemische Reize verschiedenster Art herbeigeführt.

So kann z. B. auch das Öffnen und Schließen der Blüten nicht nur vom Wechsel der Lichtintensität, sondern auch durch Temperaturveränderungen hervorgerufen werden; die Größe jener Veränderungen hat zwar einigen Einfluß auf die Geschwindigkeit der Reaktion und auf die Amplitudo, nicht aber auf die Richtung der Bewegung, welche unveränderlich dieselbe ist.

Die Gipfelkrümmung der Ranken, welche Correns so eingehend gerade in dieser Hinsicht untersuchte, kann ebenfalls von den verschiedensten Reizen hervorgerufen werden, wie schon oben erwähnt wurde (S. 8), und ähnliche Ergebnise werden wohl viele andere Organe liefern, wenn sie einmal auch so genau untersucht werden.

---

1) A. Th. Czaja, Reizphysiologische Versuche an Adrovanda vesiculosa. Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie 1924, Bd. 206, S. 635—658.

Dieses Resultat wird aber vollkommen erklärlich, wenn man annimmt, daß in jenen Fällen die verschiedensten Reize alle darauf hinwirken, daß sie die Semipermeabilität der Vakuolenwände von den betreffenden Zellen zeitweilig aufheben und diese so mehr oder weniger durchlässig machen.

Aus dieser selben Ursache läßt sich weiter schließen, daß das gleichzeitige Einwirken zweier verschiedenen Reize keinen anderen Erfolg hat, als den eines einzigen, nur daß höchstens eine Beschleunigung oder eine Vergrößerung der Amplitudo der Bewegung eintritt, nie aber eine Krümmung in einer anderen Ebene.

Wenn also der Reiz nur veranlassend und nicht regulierend einwirkt, so sind auch die gröbsten Reize dafür völlig zureichend; so ist denn zumal die Berührung wohl der gröbste Reiz, dem man eine Pflanze unterwerfen kann; eine allseitige Änderung in Temperatur und Lichtintensität wäre zwar etwas feiner, doch gehört sie auch, ihrer Allseitigkeit wegen, im Vergleich mit sonstigen Veranlassungen, doch ebensowenig zu den feineren Reizen.

Daß die Perzeptionsorgane, zumal die für Berührung, bisweilen sehr spezialisiert und daher sehr empfindlich sind, dient nur dazu, auch leichtere Berührung für die Pflanze wahrnehmbar zu machen, doch dieses ändert nichts an der Sache, daß Berührung überhaupt wohl den gröbsten von allen Reizen darstellt.

Auch die Griffelbewegung von Arctotis und die Krümmungen nach Erschütterung (vgl. oben S. 4 und 6) müssen zu dieser Gruppe gebracht werden, zu welcher dann auch wohl die radiär gebauten Ranken gehören sollten. Bei allen diesen kann nun die Bewegung, wegen des radiären Baues, in jeder Richtung stattfinden und wäre also in dieser Hinsicht nicht eine eigentliche Zwangsbewegung; doch demgegenüber steht, daß auch hier Berührung oder Stoß die Ursache darstellt und die Krümmungsebene nur von der Richtung, in welcher der Stoß usw. traf, abhängt, so daß auch hier der Reiz nur zur Krümmung veranlaßt und nicht regulierend in die Bewegung eingreift.

II. Suchbewegungen.

Die Suchbewegungen würden also im Gegensatz zu den vorhergehenden diejenigen Krümmungen umfassen, deren Krümmungsebene und Amplitudo nicht von vornherein festgelegt sind. Ein einzelner kurzer Reiz genügt außerdem bei diesen nicht, um die Bewegung bis zu Ende sich vollziehen zu lassen, sondern es soll der Reiz fortwährend eingreifen, auch während der Bewegung und solange bis diese ihr Ende

erreicht hat. Hört der Reiz bald auf, so nimmt das Organ von selbst seine frühere Lage wieder ein.

Hieraus folgt also, daß Suchbewegungen nur bei andauernder Veranlassung stattfinden, wie solches z. B. bei geotropischer oder heliotropischer Reizung tatsächlich der Fall ist.

Es ließe sich jenes Verhalten solcher Organe auch noch in anderer Weise auffassen, und zwar derart, daß sie eigentlich kaum je einen festen Stand einnehmen, sondern weil sie sich stets unter dem Einfluß ein oder mehrerer, oft wechselnder Reize befinden, eine jeweilig verschiedene Gleichgewichtsstellung einnehmen, welche sie bei Änderung einer dieser verlassen, um eine neue Gleichgewichtslage aufzusuchen, in welcher dann wiederum an allen Reizen in möglichst gleichem Maße Genüge getan wird.

Wenn z. B. eine Pflanze während längerer Zeit im Dunkeln verweilt hat, dort zum Stillstand gekommen ist, und dann einseitig beleuchtet, so wird der neue Reiz sich ebenfalls geltend zu machen suchen; dadurch ist der Stengel nicht mehr im Gleichgewicht mit allen auf sie einwirkenden Reizen und wird sich jetzt durch Krümmung eine neue Stellung suchen welche den veränderten Verhältnissen entspricht. Während dieser Bewegung müssen dann also alle die Reize fortwährend regulierend auf die Krümmung einwirken, bis wieder Ruhe eintritt. So sucht die Pflanze also unaufhaltsam die passende Lage auf, und daher eben scheint mir der Name „Suchbewegung" ein für sie recht geeigneter zu sein.

Als Veranlassung zu diesen Bewegungen benutzt die Pflanze nun, im Gegensatz zu den vorhergehenden, gerade die allerfeinsten Reize: der unmeßbar geringe Druck der Stärkekörner auf die Außenschicht des Protoplasmas, das Lichtbündel, welches, wie in den Versuchen Darwins, durch einen Ritz von nur 0,1 mm Breite und 0,4 mm Länge, im berußten Käppchen, das über einen Phalariskeimling gestülpt wurde, fällt, genügt, um die Stellungsänderung nicht nur zu veranlassen, sondern sie auch zu regulieren, bis die Endstellung erreicht ist. Und ebenso verhält es sich bei allen anderen Bewegungen, welche zu den Suchbewegungen zu rechnen sind.

Da es meine Absicht ist, die Frage, wie das Aufsuchen der Gleichgewichtsstellung bei den so zahlreichen Suchbewegungen vonstatten geht, demnächst ausführlicher zu behandeln, werde ich hier nicht weiter darauf eingehen.

Leiden, Botanisches Laboratorium, Juni 1926.

Archegoniatenstudien.

Von **K. Goebel**

XVII. Die Sporelaterteilung bei den Lebermoosen.

Bearbeitet in Verbindung mit **K. Suessenguth.**

Mit 11 Abbildungen im Text.

Bei der Bearbeitung der vom Verfasser 1924/25 in Java und Sumatra gesammelten Lebermoose ergab sich für die Anthocerotaceen u. a. auch die Frage, wie weit sie ihrer Gesamtorganisation nach zu den Lebermoosen zu zählen oder — wie dies von manchen Autoren geschieht — als Vertreter einer besonderen Gruppe zu betrachten seien.

Neben der Beschaffenheit des Thallus und der Gametangien (über welche in der Fortsetzung der „Morphologischen und biologischen Studien“[1]) des Verfassers berichtet werden soll) kommt dabei natürlich auch das eigenartige Sporogon in Betracht. Abgesehen von dem Vorhandensein oder Fehlen von Spaltöffnungen sind es namentlich die Elateren, die für die Unterscheidung der Gattungen wichtig sind. Bekanntlich sind folgende Typen vorhanden:

1. Megaceros und Dendroceros: Elateren aus Zellreihen mit schraubiger Wandverdickung.
2. Aspiromitus: Elateren aus Zellreihen mit (anscheinend) gleichmäßig verdickter, dunkel gefärbter Zellwand.
3. Anthoceros: Elateren meist ohne besondere Wandverdickungen, bei den einheimischen Arten ursprünglich ein Netzwerk bildend, in welchem die Sporen liegen.
4. Notothylas: Elateren klein, rudimentär.

Es fragte sich, ob diese verschiedenen Typen untereinander in Verbindung stehen und wie sich die Elaterenbildung zu der anderer Lebermoose verhält, ob also die Anthocerotaceen nach der Art der Elaterenanlegung mit diesen übereinstimmen oder nicht.

Die Vergleichung der Literaturangaben ergab, daß über die Anlegung der Elateren bis jetzt die Ansicht herrscht, daß im jungen Lebermoossporogon einzelne Zellen zu Sporenmutterzellen, andere zu

1) XII. Malesische Lebermoose. XIII. Die Farngruppe der Drynariaceen. XIV. Die Symmetrieverhältnisse der Pteridophytensporangien. XV. Zur Biologie der Luftwurzeln.

Elateren werden. Beide sollen also unabhängig voneinander aus dem zunächst noch indifferenten sporogenen Zellkomplex hervorgehen. Das soll unten noch durch Einzelzitate belegt werden. Hier sei sofort betont, daß unsere Untersuchungen zu einem anderen Ergebnis führten. Nämlich zu dem, daß fertile und sterile Zellen im Lebermoossporogon miteinander in einer ganz bestimmten Beziehung stehen, derart, daß die noch „indifferenten" Zellen die „Sporelaterteilung" erfahren. Diese ergibt zwei Teilstücke (die sich beide noch weiter teilen können), ein fertiles, aus welchem (direkt oder nach einer Anzahl von Teilungen) eine oder mehrere Sporenmutterzellen hervorgehen, und ein steriles, welches meist ungeteilt (bei den Anthocerotaceen z. B. aber geteilt) zum Elater[1]) wird.

Es ist das eine für die Gesamtauffassung der Lebermoossporogone wichtige Frage, die an einigen Beispielen hier besprochen werden soll. Es ergibt sich daraus auch eine andere als die übliche Auffassung der sterilen Zellen in den Sporogonien von Corsinia und Sphaerocarpus, deren Homologie am Schlusse erörtert werden mag.

Wenn die „Sporelaterteilung" bis jetzt unbekannt blieb, so erklärt sich das aus der Schwierigkeit der Untersuchung. Es handelt sich in einem Marchantiaceen- oder Jungermanniaceensporogon um einen rasch vorübergehenden, in dem ganzen Sporogon offenbar ziemlich gleichzeitig verlaufenden Entwicklungsvorgang. Man muß also zahlreiche Sporogone untersuchen, um gerade den richtigen Zeitpunkt anzutreffen.

Aber auch bei den Anthocerotaceen mit ihren interkalar langen fortwachsenden Sporogonien (bei denen man in ein und demselben Sporogon verschiedene Entwicklungsstufen hintereinander antrifft) sind die entscheidenden Beobachtungen keineswegs leicht. Daraus erklärt sich, weshalb auch in den folgenden Ausführungen manche Lücken vorhanden sind.

Es kommt dazu, daß es in den jüngsten Stadien nicht immer ganz leicht ist, die beiden später sich verschieden ausbildenden Zellen voneinander zu unterscheiden — so günstige Objekte wie Frullania sind selten. Strenge Kritiker könnten auch verlangen, daß man die Sporelaterteilung nicht nur aus der Lage und der Beschaffenheit der Teilungswand erschließe, sondern durch Beobachtung der Kernteilung sicher stelle. Das wäre gewiß wünschenswert. Es wäre aber nur möglich, wenn man durch vergleichende Untersuchungen feststellt, zu

1) Daß es sich bei diesem Worte um ein Masculinum, nicht um ein Feminium handelt, wurde früher hervorgehoben (Organographie, 2. Aufl., S. 743).

welcher Tages- oder Nachtzeit die Kernteilungen stattfinden. Wenn das in der vorliegenden Untersuchung auch nicht geschehen ist, so dürfte doch das oben erwähnte Ergebnis als sicher gestellt zu betrachten sein.

1. Anthocerotaceen.

A. Geschichtliches.

Hofmeister[1]), welcher die Entwicklung von Anthoceros zuerst klarlegte, sagt nur, daß die zur Bildung der Schleudern bestimmten Zellen niedriger bleiben als die Sporenmutterzellen, die sich abrunden und außer Zusammenhang treten. Daß die sterilen Zellen sich teilen, hat er beobachtet.

Leitgeb[2]) geht davon aus, daß bei unseren einheimischen Anthoceros-Arten die sterilen Zellen „schon von Anfang an[3]) ein zusammenhängendes Netzwerk, in dessen Maschen die Sporenmutterzellen liegen", bilden sollen. Er sucht diese Auffassung (S. 25 a. a. O.) auch entwicklungsgeschichtlich zu stützen. Er gelangt zu der Ansicht, daß in der großen Mehrzahl der Fälle die Glieder einer Kette steriler Zellen nicht aus der Teilung einer Zelle hervorgehen, man also nicht mit demselben Rechte von mehrzelligen Elateren sprechen könne, wie bei Dendroceros.

Schon die Behutsamkeit, mit der sich Leitgeb ausdrückt, zeigt, wie schwierig die Untersuchung ist. Es sei hier aber sofort betont, daß unsere Untersuchungen uns zu einem von Leitgebs Anschauungen abweichenden Ergebnis geführt haben, das zeigt, daß tatsächlich innerhalb der Anthocerotaceen die Elaterenbildung eine im wesentlichen übereinstimmende ist. Wenn also bei Anthoceros ein Netzwerk von sterilen Zellen gebildet wird (das bei der Reife zerfällt), so ist das der Hauptsache nach ebenso ein erst durch Auswachsen und Teilung der sterilen Zellen bedingter Vorgang, wie das Auswachsen der Zellen in einem Megacerossporogon.

Freilich stehen dem gegenüber Leitgebs Abbildungen.

Die Leitgebschen Abbildungen (a. a. O. Taf. I, 4—7) dürften nur zum Teil (d. h. die, welche wie Fig. 6 und 7 ältere Stadien wiedergeben) die Abtrennung der sterilen Zellen von den fertilen darstellen, zum Teil aber Teilungen der sporogenen Zellen und der Elateren, welch letztere sehr frühzeitig eintreten. Vielleicht mögen sie auch nur aus-

1) W. Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen (1851), S. 7.
2) H. Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose 1879, V, S. 7.
3) Sperrung von mir. G.

nahmsweise eintretende Vorgänge wiedergeben. Jedenfalls konnten wir nichts damit Übereinstimmendes finden.

Übrigens ist das „Netz" der sterilen Zellen keineswegs überall ein so zusammenhängendes wie bei A. punctatus. Es finden sich auch Übergänge zu den frei verlaufenden Elateren von Aspiromitus und Megaceros.

Campbell[1]) hat bei A. Pearsoni zwar bemerkt, daß ziemlich regelmäßig fertile und sterile Zellen (die sich der Länge nach teilen können) miteinander abwechseln, aber keine Schlüsse auf die Entstehung daraus gezogen und auch kein selbständiges Wachstum der sterilen Zellen angenommen.

Für Megaceros führte Campbell[2]) nur an „Soon after the final divisions of the archesporial tissue are complete, the differentiation of the sporogenous cells and the elaters begins. There seems to be no definite relation of theese to the division of the archesporium, such as can be seen in Notothylas and in some species of Anthoceros. Certain cells (el) are longer than the other (sp.). The latter soon begin to become rounded of and to separate, while the sterile cells rapidly increase in length with the growth of the sporogonium, and push their way between the young spore-mother-cells which thus lie in the meshes of a network formed by the coherent elongated sterile cells". . . . . .

So weit die bisherigen Angaben.

B. Die eigenen Beobachtungen mögen eröffnet sein mit der Untersuchung von Notothylas. Bei Notothylas läßt sich die Entstehung der „Elateren" verhältnismäßig leicht erkennen.

Zur Verfügung stand mir Notothylas valvata, den Herr Dr. Esenbeck (der auch die Mikrotomschnitte anfertigte) an dem von Dr. Paul entdeckten bayerischen Standort gesammelt hatte. Von den untersuchten Sporogonien hatten nur wenige eine Columella, bei den meisten fehlte sie vollständig, bei einzelnen war sie im unteren Teil der Sporogons rudimentär vorhanden, Verhältnisse, die oft erörtert und hier nicht näher zu besprechen sind. Die Zellen, aus denen Sporenmutterzellen und Elateren hervorgehen, sind in Querreihen angeordnet (Fig. 1). Wenn auch keine Kernteilungsfiguren beobachtet wurden, so konnte doch mit Sicherheit erkannt werden, daß jede Zelle des sporogenen Zellkomplexes sich teilt in eine sterile und eine fertile.

1) D. H. Campbell, Mosses and ferns 1905, p. 138.

2) D. Campbell, Studies on some Javanese Anthocerotaceae I. Annals of botany, Vol. XXI (1907), p. 480.

Die Zellen sind in den nicht mit einer Columella versehenen Sporogonien in Querreihen angeordnet. Es wird jeweils die obere der beiden Zellen zur fertilen, die untere, dem interkalaren Wachstumsgürtel zugekehrte, zur sterilen.

Es ist klar, daß durch die regelmäßige Lagerung der sterilen und fertilen Zellen auch die Nährstoffzufuhr zu den letzteren durch die ersteren erleichtert werden wird.

Mit den obigen Angaben stimmen auch die von W. Lang[1]) überein. Er sagt von dem fertilen Zellkörper im Sporogon: „Their cells undergo an ultimate transverse division the upper segment forming one or more spore-mother-cells, while the lower gives rise to sterile

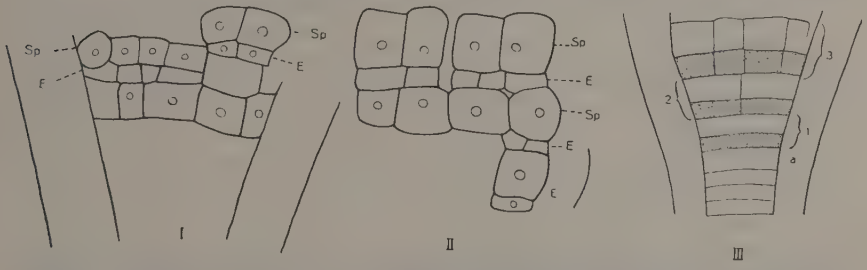


Fig. 1. Notothylas valvata. *I* u. *II* Längsschnitte durch den unteren Teil des Innenraums von columellalosen Sporogonien. *Sp* fertile, *E* sterile Zellen. *III* Schema; sterile Zellen punktiert.

elaters". Das gilt auch für Nototh. flabellata[2]) und, wie wir annehmen dürfen, auch für die anderen Arten. Man kann den Vorgang etwas verschieden auffassen, je nachdem die Sporelaterteilung früher oder später erfolgt. Ersteres ist in dem Schema Fig. 1 *III* angenommen: sie tritt nach diesem ein, schon zu der Zeit, in der das Archespor aus einer Zellschicht besteht. Die Zelle *a* ist noch ungeteilt. Bei *1* ist die Sporelaterteilung eingetreten, aber noch keine perikline. Bei *2* und *3* haben sich fertile und sterile Zellen geteilt. Fertile und sterile Zellen erfahren noch ein erhebliches Breitenwachstum und teilen sich durch zwei perikline Wände. Dann aber steht das Wachstum der sterilen Zellen still, sie trennen sich bei der Reife voneinander.

In diesem Falle würde also die ganze Querreihe steriler Zellen einem Elater von Megaceros usw. entsprechen.

Im zweiten Falle würde die Teilung eintreten, wenn schon durch

1) W. Lang, On the sporogonium of Notothylas valvata. Annals of botany 1907), Vol. XXI.

2) Goebel, Organographie, 2. Aufl., Fig. 31, I (S. 736).

perikline Teilungen im Archespor ein Zellkörper vorhanden ist, dessen einzelne Zellen erst wieder die Sporelaterteilung erfahren. Die Teilprodukte würden nur wenig oder gar nicht mehr sich teilen. Es können wohl beide Fälle vorkommen: Der erstere bei den mit Columella versehenen Sporogonien, der zweite bei denen, bei welchen die Columella mangelt oder nur rudimentär ausgebildet ist. Bei ihnen ist ja der sporogene Zellkomplex schon von vornherein ein viel massigerer, als wenn er (abgesehen von seinem obersten Teil) nur aus einer als Hohlzylinder ausgebildeten Zellschicht hervorgeht. Es scheint mir die Frage von keiner großen Bedeutung. Die Hauptsache ist, daß sterile und fertile Zellen jeweils Schwesterzellen sind.

Ist das auch bei den anderen Anthocerotaceen der Fall?

Weniger leicht zu enträtseln sind die Vorgänge bei Anthoceros. Das geht ja schon daraus hervor, daß keiner der zahlreichen Autoren, die sich mit diesem meistbesprochenen aller Lebermoose befaßt haben, sie aufgeklärt hat.

Wir untersuchten verschiedene Arten, teils den einheimischen Anthoceros punctatus, teils in Java gesammelte.

Mikrotomschnitte erwiesen sich als wenig geeignet. Bessere Ergebnisse lieferten mit Kalilauge vorsichtig behandelte Quetschpräparate und mit der Hand ausgeführte tangentiale Längsschnitte. Auf die verschiedenen Schwierigkeiten, die sich dabei ergaben, soll nicht eingegangen werden. Es sei nur hervorgehoben, daß sich auch hier die Sporelaterteilung mit Sicherheit nachweisen ließ. Und zwar ergab sich, im Gegensatz zu Leitgeb in der Hauptsache eine Übereinstimmung mit Notothylas. Ein günstig geführter Tangentialschnitt des Archespors von Anthoceros punctatus bot das in Fig. 2 *I*, wiedergegebene Bild. Das erinnert in seinem unteren, dem basalen Meristem angrenzenden Teil an einen Längsschnitt durch ein Notothylassporogon, insofern man die in der Abbildung punktierten Elaterenmutterzellen auch meist durch Querwände von den Sporenmutterzellen getrennt sieht — Wände, die aber auch nicht selten schief zur Längsachse verlaufen. Die sterilen Zellen in den einzelnen nebeneinander liegenden Archesporzellreihen sind aber nicht in so regelmäßige Querreihen angeordnet wie bei Notothylas.

Die Zahl der Sporenmutterzellen und die der Elaterenmutterzellen stimmt in vereinzelten Fällen nicht genau überein. Das kann daher rühren, daß auch eine fertile Zelle sich nach der Sporelaterteilung noch einmal teilen kann, oder daß bei einzelnen sporogenen Zellen die Sporelaterteilung unterbleibt. Das erstere ist bei weitem das Wahrscheinlichste, um so mehr, als es Anthoceros-Arten gibt, bei denen perikline Teilungen

im Archespor eintreten. Auch für Notothylas ist ja ähnliches oben kurz erörtert worden. Die Sporelaterteilung war hier also deutlich nachweisbar. Es wurde in zahlreichen Präparaten kein Fall gefunden, der ihrer Annahme widersprochen hätte. Sie geht aber offenbar rasch vorüber, und dann treten Veränderungen ein, welche zur Bildung des Netzwerkes führen. Diese haben im oberen Teil von Fig. 2 *I* schon begonnen. Die Wände, speziell der fertilen Zellen sind gallertig verquollen, so daß der feste Zusammenhang der Zellen untereinander gelöst ist. Die fertilen Zellen runden sich ab, um später zu Sporenmutterzellen zu werden. Die sterilen verlängern sich, umwachsen die fertilen (Fig. 2 *II*), teilen sich durch Querwände (Fig. 2 *III*) und treffen aufeinander. Fig. 2 *IV* zeigt die fertilen Zellen schon durch ein Netzwerk steriler Zellen getrennt.

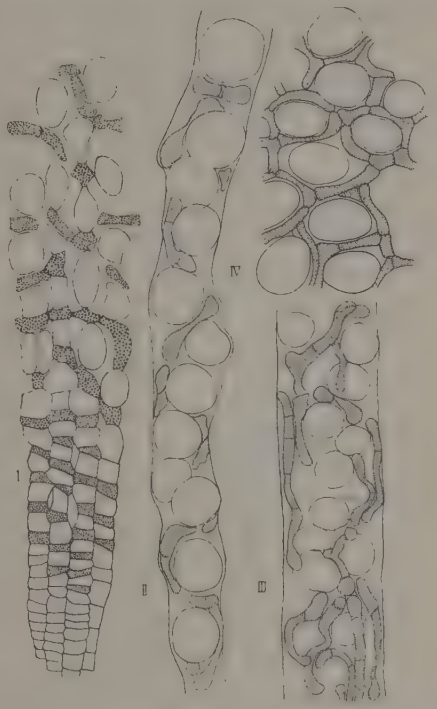


Fig. 2. Anthoceros punctatus. *I* Tangentialer Längsschnitt (etwas ausgebreitet) durch die fertile Zone eines Sporogons nahe an dessen Basis. Unten das Teilungsgewebe, das Zellen liefert, welche die Sporelaterteilung ausführen. Die sterilen Zellen sind punktiert. Oben findet eine Membranverquellung statt, die sterilen Zellen wachsen aus und teilen sich. *II* Älteres Stadium im Längsschnitt, fertile Zellen abgerundet, sterile geteilt. *III* Noch etwas älter, *IV* Netzbildung der sterilen Zellen.

Es ließen sich deutlich im Schleim, der die Sporenmutterzellen umgibt, die fortwachsenden Enden der Elateren erkennen. Dadurch, daß diese, wenn sie auf andere Elateren treffen, mit ihnen in Berührung treten, wird der Eindruck eines Netzwerkes bedingt. Sie wachsen vielfach in Windungen um die Sporenmutterzellen herum. Ihr Verhalten bei der Sporenaussaat wurde früher[1]) geschildert.

Bei Aspiromitus gracilis[2]) ergaben sich klare Bilder an Sporo-

1) Archegoniatenstudien. 6. Über Funktion und Anlegung der Lebermoos-Elateren. Flora (1895), Bd. 80, S. 12. Die erste Anlegung der Elateren wurde damals nicht untersucht.

2) Einer neuen, in Westsumatra gesammelten Art; vgl. M. u. biol. Studien XII (noch ungedruckt).

gonen, welche zerdrückt wurden. Der Archespor kann dabei in einzelne Zellreihen auseinander gedrückt werden. Diese zeigen, daß die Elateren aus einzelnen Zellen hervorgehen, die von der einen Archesporzelle durch schief zur Längsachse verlaufende Wände abgetrennt werden, und zwar so, daß die Richtung der Teilungswände in den aufeinanderfolgenden Archesporzellen eine verschiedene ist. Die Elaterenmutterzellen erfahren früh schon Querteilungen, wachsen in dem durch die Quellung der Sporenmutterzellen gebildetem Gel schräg um die Sporenmutterzellen und können sich auch verzweigen. Mit anderen Worten, die Elaterenentwicklung stimmt mit der von Anthoceros überein, nur bilden die sterilen Zellen kein solches Netzwerk wie bei den allein daraufhin untersuchten europäischen Anthoceros-Arten, ihre Enden bleiben frei.

Es ist mit Sicherheit anzunehmen, daß dasselbe auch für Megaceros und Dendroceros gilt, deren Elateren sich ja nur durch ihre schraubige Wandverdickung von denen von Aspiromitus unterscheiden.

Abweichend von Leitgeb kommen wir also zu dem Ergebnis, daß die Elaterenentwicklung bei allen Gattungen der Anthoceratoceen im wesentlichen gleich verläuft. In den sporogenen Zellen tritt eine qualitativ ungleiche Teilung — die „Sporelaterteilung“ ein. Jeder Elater geht aus einer Zelle hervor, die sich weiter teilt. Nur bei Notothylas findet kein starkes Wachstum der sterilen Zellen statt. Bei den anderen Anthocerotaceen aber können sie zu beträchtlicher Länge auswachsen, weil sie in einem Gel sich entwickeln, das dem Wachstum so gut wie keinen Widerstand entgegensetzt.

2. Marchantiaceen.

Für diese Gruppe liegen uns keine eigenen Untersuchungen vor. Daß aber auch für sie dasselbe gilt wie für die Anthocerotaceen wird durch die Angaben in der Literatur nahegelegt.

Kienitz-Gerloff[1]) sagt von Marchantia nur, daß einige von den Zellen des Kapselinneren sich quer teilen, und ihre Nachkommen die Sporenmutterzellen darstellen, andere, die ungeteilt bleiben, zu Sporenmutterzellen werden (S. 13 d. S.-A.).

Auch eine Arbeit von E. Durand[2]) über Marchantia polymorpha (eine von den vielen „Wiederholungsarbeiten“, die im Grunde nichts Neues bieten) gibt über die Entstehung der Elateren bei Marchantia

1) F. Kienitz-Gerloff, Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Lebermoossporogons. Botan. Zeitung 1874.

2) E. Durand, The development of the sexual organs and sporogonium of Marchantia polymorpha. Bulletin of the Torrey Bot. Club 35 (1908), p. 321.

polymorpha keine Auskunft. Es wird nur angeführt, daß auf einem bestimmten Entwicklungsstadium einige wenige Zellen, die eng und schmal sind, „present the first indications of a differentiation between sporogenous cells and elaters". Betrachtet man die Abbildung des Verf., a. a. O., Pl. 28, 101, so zeigt sich, daß die schmalen Zellen und die, aus denen durch Teilung die Sporenmutterzellen hervorgehen, vielfach in annähernd gleicher Länge paarweise nebeneinander liegen, was dafür spricht, daß sie Schwesterzellen sind. Das läßt sich auch für andere Marchantiaceen annehmen.

Konst. Meyer[1]) schließt sich den Angaben von Kienitz-Gerloff an. Er schildert für Plagiochasma den Vorgang der Elaterenbildung folgendermaßen: „Diese Differenzierung beginnt damit, daß einige von den Zellen des sporogenen Komplexes — die zukünftigen Sporenmutter-

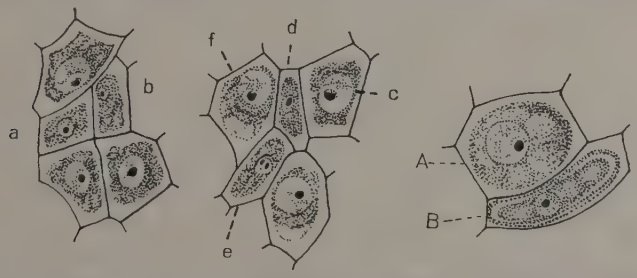


Fig. 3. Plagiochasma italicum nach K. Meyer. Zellen aus jungen Kapseln (Buchstabenbezeichnung vom Verf. hinzugefügt). Links 575×, rechts 820×. Man beachte die verschiedene Kerngröße in den sterilen und fertilen Zellen.

zellen — zur Reduktionsteilung schreiten, während die anderen sich nicht weiter teilen, sondern sich in die Länge ziehend in[2]) Elateren werden."

In seiner Abbildung von Plagiochasma italicum (Fig. 5 a. a. O., wiedergegeben in Fig. 3) läßt sich aber eine Beziehung zwischen Sporenmutterzellen und Elateren erkennen, die ich durch die (im Original nicht vorhandene) Bezeichnung ausgedrückt habe. *b* ist meiner Ansicht nach eine junge Elaterzelle und Schwesterzelle von der künftigen Sporenmutterzelle *a*, *d* ist Schwesterzelle von *c*, *e* von *f*, *B* die von *A*, nur haben sich die jungen Elaterenzellen mehr gestreckt als die fertilen. Die sterilen Zellen weisen deutlich eine Verschiedenheit des Kernes an Größe (wohl auch an Qualität) vom Kern der Sporenmutterzellen auf. Wie diese entsteht, wird nicht mitgeteilt — meiner Ansicht nach bei

1) Konst. Meyer, Untersuchungen über den Sporophyt der Lebermoose I. Die Entwicklungsgeschichte des Sporogons bei Plagiochasma. Bull. de la Soc. impér. des Natural. de Moscou 1910, p. 607.

2) zu? G.

der Teilung der ursprünglich gleichartigen sporogenen Zellen in Sporenmutterzellen und Elaterenzellen.

Dasselbe gilt (wie schon erwähnt) für Marchantia, wo die noch indifferenten sporogenen Zellen stark gestreckt sind und sich in zwei Schwesterzellen teilen, von denen die eine einen Elater, die andere durch Quer- und Längsteilungen Komplexe von Sporenmutterzellen ergibt, ähnlich wie bei Aneura (Fig. 11). In diesem Falle ist natürlich (wie bei Frullania, Lejeunea u. a.) die Zahl der Elateren eine kleinere als die der Sporenmutterzellen, während sie, wenn die hier vertretene Anschauung zutrifft, ursprünglich wie 1:1 sich verhält.

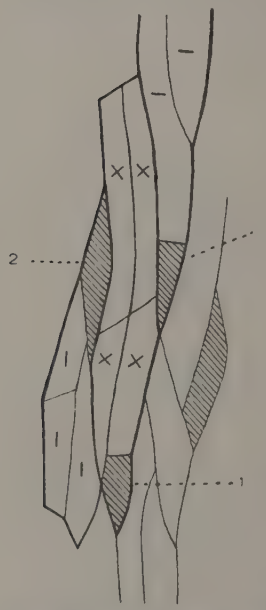


Fig. 4. Fegatella conica, Teil eines Längsschnitts durch eine junge Kapsel nach Bolleter vom Verf. schematisiert. Erklärung im Text.

Es scheint aber auch eine Vermehrung der Elateren vorzukommen.

Bolleter[1]) gibt für Fegatella conica an, die Zellen im Innern der Kapseln seien auf einem jugendlichen Entwicklungsstadium langgestreckt. „Ein kleiner Teil dieser Zellen wird zu Sporenmutterzellen; aus den anderen entstehen die Elateren." Darnach würden die beiderlei Zellen also vollständig unabhängig voneinander entstehen. Indes legt die von Bolleter gegebene Abbildung (Fig. 4) die Annahme nahe, daß auch hier eine genetische Beziehung stattfindet und daß die Überzahl von Elateren gegenüber den Sporenmutterzellen durch Teilung der von den fertilen Zellen abgetrennten sterilen erfolgt.

In Fig. 4 ist das schematisch angedeutet. Die fertilen Zellen sind schraffiert, die Zusammengehörigkeit mit den sterilen ist durch stärkere Umrandung angedeutet. Die Zelle *1* ist eine Schwesterzelle der sterilen, die sich in die *4* mit × bezeichneten weiter geteilt hat. Die mit *2* bezeichnete steht in derselben Beziehung zu den mit |, *3* zu den mit — bezeichneten. Ob diese Annahme zutrifft, und ob Fegatella tatsächlich eine solche, bei anderen Marchantiaceen nicht bekannte Teilung der sterilen Zellen aufweist, müssen weitere Untersuchungen lehren.

1) E. Bolleter, Fegatella conica. Beihefte z. bot. Zentralbl. 1905, Abt. I, Bd. XVIII, S. 327 ff.

Haupt[1]) sagt von Reboulia hemisphaerica: „A striking feature of the sporogenesis of Reboulia is shown by the fact that the spore mother and elater primordial cells are derived from the undifferenciated sporogenous tissue by the same number of cell divisions". Wie er sich das vorstellt, wird aber nicht gesagt. Es ist die Tatsache ohne weiteres leicht verständlich, wenn die Sporelaterteilung stattfindet. Im Gegensatz zu Marchantia findet bei Reboulia nach der Sporelaterteilung keine Vermehrung der fertilen Zellen statt.

Wenn also auch für die Marchantiaceen noch eine eingehende Prüfung der Frage notwendig ist, gestatten doch die angeführten Angaben mit großer Wahrscheinlichkeit die Annahme, daß auch bei ihnen eine Sporelaterteilung stattfindet.

C. Foliose Jungermanniaceen.

1. Frullania.

Diese Gattung ist für unsere Frage besonders wichtig. Sie ist bekanntlich dadurch ausgezeichnet, daß bei ihr (ebenso bei Lejeunea und anderen verwandten Formen) die meist spindelförmig gestalteten Elateren das Kapselinnere der Länge nach durchziehen und auch bei der Kapselöffnung sich anders verhalten, als die „freien" Elateren anderer Lebermoose.

Schon die Entwicklung der Kapseln, die zuerst durch Hofmeister bekannt wurde, ist eine eigentümliche „Eine wagerechte Platte von Zellen durch eine sie bedeckende Doppelschicht vom Scheitel der Fruchtanlagen getrennt, ist es, welche durch ihre Vermehrung die Schleudern und die Mutterzellen der Sporen erzeugt"[2]). Dazu sei nur bemerkt, daß bei den übrigen foliosen Jungermanniaceen ein umfangreicherer Zellkörper als „Archespor" ausgebildet zu sein pflegt. Bei Frullania dürfen wir wohl annehmen, daß die Reduktion auf eine Zellplatte dadurch eingetreten ist, daß am unteren Ende des Archespors die Zellen steril geworden sind. Sie weisen durch ihre Anordnung aber noch deutlich auf ihre Zusammengehörigkeit mit den fertilen Zellen hin. Es gehören dahin die in Fig. 5 *I* schraffierten Zellen *B* (die sich weiter teilen können).

Kienitz-Gerloff, der wie alle folgenden Autoren die Angaben Hofmeisters bestätigt hat, fand eine bestimmte Anordnung der

1) A. W. Haupt, Embryogeny and sporogenesis in Reboulia hemisphaerica. Bot. Gazette, Vol. LXXI, p. 449.

2) W. Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen (1851), S. 40.

fertilen und sterilen Zellen „von den gestreckt prismatischen Zellen wird abwechselnd eine zur Urmutterzelle der Sporen, eine zur Schleuderzelle".

Die Angaben von Leclerc du Sablon bringen dazu nichts wesentlich Neues[1]).

Er wiederholt die Angabe von Kienitz-Gerloff, daß der Querschnitt einer jungen Kapsel im Sporenraum eine Anordnung der Zellen aufweise, wie die der schwarzen und weißen Felder auf einem Schachbrett. Aber wie diese Anordnung zustande kommt, erfahren wir auch von ihm nicht. Sie ist natürlich nur möglich, wenn die Zahl der sterilen und der fertilen Zellen ursprünglich gleich groß ist. Das kommt nach

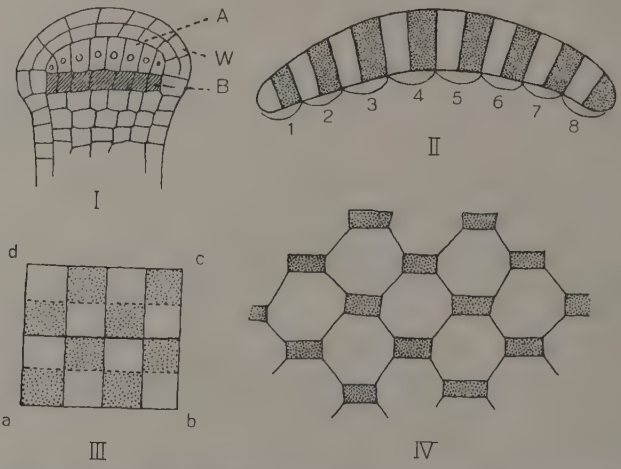


Fig. 5. Frullania. Schema für die Entstehung der fertilen und der sterilen Zellen. *I* Längsschnitt einer jungen Kapsel. *A* Archespor. *W* Wandung der Kapsel, *B* steril gewordene Archesporzellen. *II* Älteres Archespor im Längsschnitt. Die acht Zellen haben sich der Länge nach in je eine fertile (hell) und eine sterile (punktiert) geteilt. *III* Querschnitt durch einen Teil der Kapsel. Schachbrettanordnung. *IV* Querschnitt durch einen Teil eines älteren Sporenraums, sterile Zellen im Wachstum zurückgeblieben.

der hier vertretenen Auffassung dadurch zustande, daß jede Archesporzelle sich teilt in eine sterile Elaterzelle und eine fertile, aus der durch Querteilungen die Sporenmutterzellen hervorgehen. Das Schema würde also das in Fig. 5 *II* wiedergegebene sein, wobei angenommen ist, daß der Schnitt acht Archesporzellen *1—8* getroffen habe. In dem Querschnitt Fig. 5 *III* sind acht Archesporzellen ursprünglich vor-

1) Leclerc du Sablon, Recherches sur le développement du sporogones des Hépatiques. Ann. d. Sc. nat. 1885, VII, Sér. 1, 2,

handen gewesen. Jede teilte sich durch eine gestrichelte Querwand in eine sterile Zelle (punktiert) und eine fertile (hellgelassen) — es ist ohne weiteres leicht sichtbar, wie die Schachbrettzeichnung zustande kommt. Da die fertilen Zellen viel stärker in die Breite wachsen als die sterilen, so ändert sich der Querschnitt dann später so, wie es im Schema Fig. 5 *IV* angedeutet ist.

Die Zahlengleichheit von sterilen und fertilen Zellen tritt also hier ohne weiteres hervor. Sie ist durch unsere Annahme entwicklungsgeschichtlich „erklärt", während sie sonst kaum verständlich wäre.

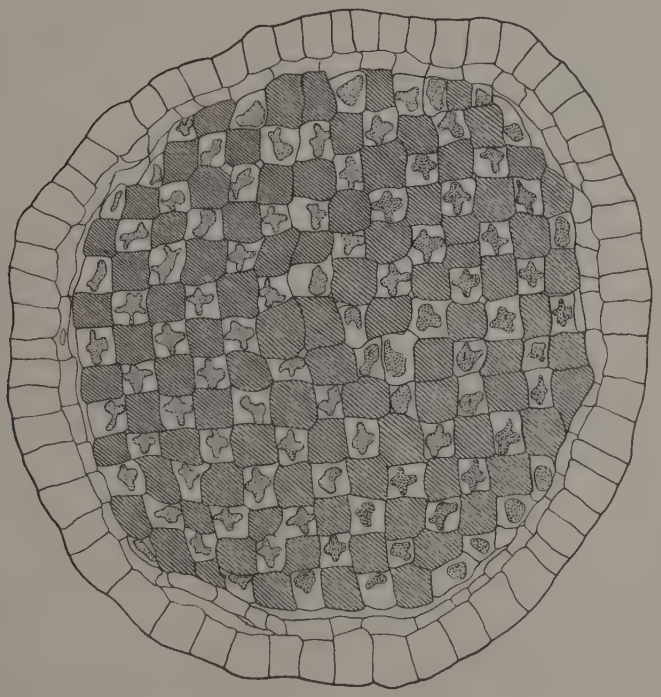


Fig. 6. Frullania dilatata. Querschnitt durch eine ältere Kapsel. Fertile Zellen schraffiert, bei den sterilen ist der Innenraum punktiert.

Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung an Frullania dilatata ergab aber, daß die Regelmäßigkeit der Zellenanordnung nicht immer eine so große ist, wie Kienitz-Gerloff annahm. Auf dem wirklichen Schachbrett dürfen natürlich nur zwei schwarze oder zwei weiße Felder nebeneinander liegen. Man trifft aber Frullaniasporogonien, in deren Querschnitt zwei Sporenmutterzellen einander angrenzen (Fig. 6). Nehmen

wir eine Querreihe oder Längsreihe und bezeichnen die Elaterzelle mit *e*, die Spormutterzelle mit *sp*, so ergibt sich z. B. *e*, *sp*, *e*, *sp*, *e*, *sp*, *sp*, *e*, *sp*, *e*, *sp*, *e*. Die Anordnung hat also in der Mitte umgesetzt. Aber die Zahlengleichheit ist auch hier erhalten, die Sporelaterteilung also anzunehmen. Fatal für unsere Anschauung wäre es, wenn drei Sporenmutterzellen in derselben Querreihe aneinander stoßen würden. Ein solcher Fall ist uns aber nicht begegnet.

Am Rande des sporogenen Zellkomplexes treten zuweilen Unstimmigkeiten auf. Wahrscheinlich beruhen sie darauf, daß, wie der Längsschnitt zeigt, der Innenraum der Kapsel nach oben konvex gewölbt ist, so daß auf einem Querschnitt leicht eine äußere Zelle nicht getroffen werden kann. Natürlich könnten kleine Unregelmäßigkeiten auch dadurch sich erklären, daß z. B. eine sporogene Zelle nach der Sporelaterteilung durch eine Längswand geteilt wird (während sie gewöhnlich nur durch Querwände in Sporenmutterzellen zerlegt wird). Aber der Befund war sonst durchaus in Übereinstimmung mit der Annahme, von welcher ausgegangen wurde. Die sporogenen Zellen treten auch durch größeren Protoplasmagehalt gegenüber den sterilen hervor, die bald im Breitenwachstum zurückbleiben. Die Wände der Elaterzellen werden frühzeitig ziemlich dick, sind aber von gewöhnlicher Beschaffenheit. Die Zellhöhlung erscheint im Querschnitt vierlappig, was durch die Wandverdickung der Elateren bedingt wird, äußerlich aber an bestimmte Stadien, die bei der Vierteilung der Sporenmutterzellen auftreten, erinnert.

Es braucht kaum bemerkt zu werden, daß bei Frullania das Zahlenverhältnis der Sporen zu den Elateren (E) $\frac{4 \times n}{E}$ ist, wenn n die Zahl der Tochterzellen der fertilen Zellen bedeutet.

Verwickelter ist das Zahlenverhältnis erstens bei Cephalozia bicuspidata. Die Elateren strahlen hier an der Sporogonwand nach innen aus (vgl. das Schema, Organographie 2. Aufl., Fig. 740 *II*) und die Verhältniszahl Sp : E ist entschieden größer als bei Frullania.

Kienitz-Gerloff sagt: „Im mittleren die Achse umgebenden Raum finden sich keine Elateren, sondern nur Sporenmutterzellen". Das dürfte durchaus richtig sein, ist aber kein Beweis dafür, daß für die in der Mittelregion der Sporogone befindlichen Zellen die Sporelaterteilung nicht zutrifft. Es könnte das Verhalten z. B. dadurch bedingt sein, daß nach der Sporelaterteilung die fertile Zelle stärker nach innen wächst (oder auch von Anfang an schon länger ist), als die sterile,

zum Elater werdende, deren Längenwachstum erst später, wenn die Zellenmembranen im Sporenraum gallertig erweicht sind, stark einsetzt. Es ist diese Annahme in Fig. 7 schematisch erläutert. Die bei der Sporelaterteilung entstandenen Schwesterzellen sind stärker umrandet. Die fertile ist stark herangewachsen und hat sich durch — im Schema punktierte — Wände geteilt. Dabei sind in der Mitte des Sporogons liegende Zellen (deren Zahl man sich durch weitere Teilungen vergrößert denken kann) entstanden, die nicht in Berührung mit einem Elater stehen. Ob das zutrifft, kann nur die entwicklungsgeschichtliche

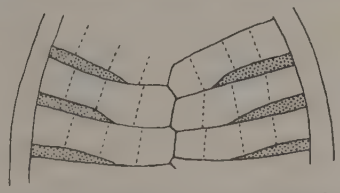


Fig. 7. Schema für die vermutliche Sporelaterteilung bei Cephalozia bicuspidata. Sterile Zellen punktiert.

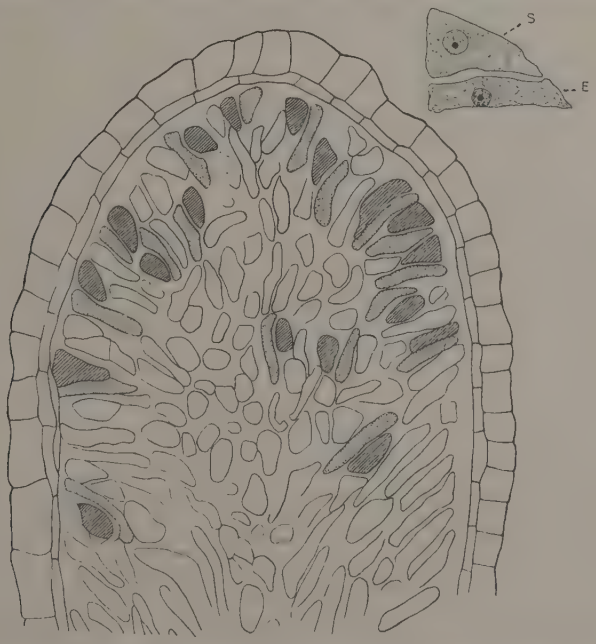


Fig. 8. Radula complanata. Längsschnitt durch eine Kapsel mittlerer Entwicklung. Sterile Zellen punktiert, fertile schraffiert (350×). Oben doppelt so stark vergr. eine sterile Zelle *E* und eine fertile *S*.

Untersuchung lehren, in den bis jetzt vorliegenden fehlen gerade die entscheidenden Entwicklungsstadien.

Radula complanata. Es kamen ältere Stadien zu Untersuchung, die, wie Fig. 8 zeigt, durchaus zu der hier vertretenen Auf-

fassung stimmen, soweit die Lage von Elater und fertiler Zellen erkannt werden konnte. Zellgruppen, wie die von Kienitz-Gerloff (a. a. O. Taf. IV, Fig. 40) abgebildeten, waren in den untersuchten Sporogonien nicht zu beobachten. Doch schildert dieser den Vorgang der Elaterbildung in einer Weise, die mit der Annahme übereinstimmt. „Von den zuletzt entstandenen ungefähr isodiametrischen Tochterzellen teilen sich mehrere in ein schmäleres und ein wiederum etwas isodiametrisches Stück. Ersteres, sich verlängernd, wird zur Elatere (rectius zum Elater! G.), letzteres teilt sich weiter und gibt den Sporenmutterzellen ihren Ursprung." Das stimmt ganz zu der Sporelaterteilung. Die als Schwesterzellen zueinander gehörigen Zellen sind in Fig. 8 paarweise aneinander gelagert. Oben rechts sind zwei solcher Zellen mit Inhalt wiedergegeben. Man sieht deutlich, daß die fertile Zelle *S* einen größeren Kern hat, als die sterile *E*. Der Kerndurchmesser der ersteren betrug durchschnittlich 5,4 μ, der des letzteren 4,3 μ.

Die Zelle, aus welcher nach unserer Annahme die fertile und die sterile durch Teilung hervorgeht, hat im Längsschnitt fast die Umrisse eines rechtwinkligen Dreieckes, das die kürzere Kathethe der Außenseite des Sporogons zukehrt.

Somit ist auch für Radula die Sporelaterteilung zwar nicht bewiesen, aber doch mit den beobachteten Anordnungsverhältnissen im Einklang.

Dagegen haben die, wesentlich auf den Angaben seiner Vorgänger fußenden Mitteilungen von Leclerc du Sablon keine weitere Aufklärung über den Vorgang der Elaterendifferenzierung gebracht.

Er meint, daß die im Kapselteil jugendlicher Sporogone vorhandenen Zellen sich in zwei Gruppen sondern. „Les uns se transforment en élatères les autres deviennent des cellules mères des spores." Das hatten die früheren Untersucher auch angenommen, weil es ja zunächst selbstverständlich ist, daß Sporen und Elateren aus verschiedenen Zellen hervorgehen. Gelingt es aber, zwischen Sporenmutterzellen und Elaterenzellen genetische Beziehungen nachzuweisen, so ist nicht nur eine Gesetzmäßigkeit festgestellt, sondern wir können auch verstehen, daß das Unterbleiben dieses Teilungsschnittes genügt, um aus einem elaterenbesitzenden ein elaterenloses Sporogon zu machen. Darauf wird am Schlusse noch zurückzukommen sein.

Thallose Jungermanniaceen.

Von Pellia calycina bot ein Sporogon (das etwas kümmerlich ausgebildet war) erwünschte Entwicklungsstadien. Bekanntlich ist bei Pellia

ein zentraler Gewebekörper, der „Elaterenträger“ steril. Er bestand in dem genannten Sporogon schon aus schmäleren, mehr in die Länge gestreckten Zellen. Die anderen Zellen zeigten zum Teil deutliche Sporelaterteilung: eine schmälere Zelle (deren Protoplasmakörper auch in dem (nicht gut fixierten Material) anders geschrumpft war, als der der breiteren, lag neben einer plasmareichen breiteren. In einem Falle war zwischen den beiden an Gestalt und Größe deutlich verschiedenen

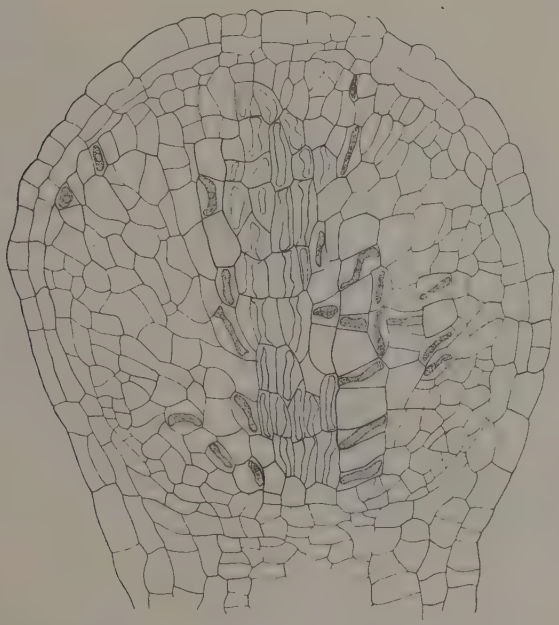


Fig. 9. Pellia calycina. Längsschnitt durch ein Sporogon mittlerer Entwicklung. Die Wandung 1—2-schichtig. In der Mitte der aus langgestreckten Zellen bestehende Elaterenträger (Inhalt kontrahiert). Rechts davon sieht man höhere und niedere Zellen, bei letzteren (den künftigen Elateren) ist der zusammengezogene Inhalt punktiert. Hier wie weiter nach außen tritt die Zusammengehörigkeit zu einer fertilen und einer sterilen Zelle deutlich hervor.

Zellen bzw. Plasmakörper noch nicht einmal eine Trennungswand nachweisbar. Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß auch zwischen den Zellen welche die von uns angenommene Sporelaterteilung erfahren, einzelne ohne Teilung zu Elateren werden, doch konnte das nicht nachgewiesen werden.

Die Beobachtung besteht in Übereinstimmung mit einer von Kienitz-Gerloff herrührenden Abbildung. Auf dieser (Fig. 9) sieht

man langgestreckte Zellen (die zu Elateren werden) mit kurzen, eiförmigen (künftigen Sporenmutterzellen) abwechseln. Das Zahlenverhältnis läßt sich dieser Abbildung nicht mit Sicherheit entnehmen, zumal die Zellen durch Membranquellung schon etwas verlagert sind — aber es steht mit unserer Auffassung jedenfalls nicht in Widerspruch.

Von Aneura standen nur ältere Sporogonien einer unbestimmten javanischen Art zur Verfügung:

Fig. 10. Pellia epiphylla (nach Kienitz-Gerloff, 300×). Längsschnitt durch einen Kapselteil. Fertile Zellen der Länge nach mit schmäleren sterilen abwechselnd.

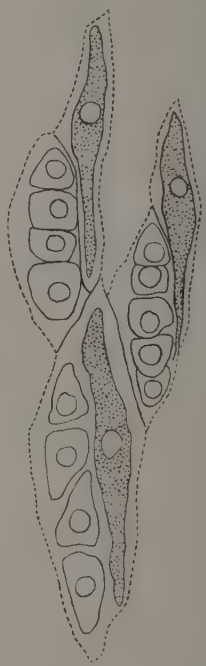


Fig. 11. Aneura sp. (Java 1885). Drei Zellgruppen aus dem Längsschnitt einer Kapsel mittlerer Entwicklung (233×).

Fig. 11 gibt einen Teil eines Längsschnittes durch eine Kapsel mittlerer Entwicklung (d. h. vor Trennung der Sporenmutterzellen voneinander) wieder. Man sieht drei Gruppen von je einen Elater (punktiert) und 4—5 fertilen Zellen nebeneinander liegen. Das erklärt sich daraus, daß nach der Sporelaterteilung die fertile Zelle ebenso wie bei Marchantia noch Querteilungen erfuhr, während die sterile Zelle sich nicht mehr teilte.

Damit ist für eine Anzahl von Lebermoosen die Sporelaterteilung teils erwiesen, teils erschlossen.

Man kann der Lehre von der Sporelaterteilung folgende Einwürfe machen:

1. Sie könne nur dadurch als sicher erwiesen betrachtet werden, daß man sie im Zustand der Karyokinese auffinde (vgl. S. 35).

2. Es gebe auch Lebermoose, bei denen sie sicher nicht stattfinde, wie z. B. Riella und Corsinia, trotzdem aber Sporenbildung stattfinde, ebenso Elaterbildung ohne Sporenbildung, z. B. im Elaterträger von Pellia.

Darauf sei folgendes erwidert. Der Nachweis der Karyokinese wäre ohne Zweifel sehr wünschenswert. Zumal er auch wohl ergeben würde, daß die beiden Schwesterzellen mit ungleichartigen Zellkernen ausgerüstet werden. Er wird sich auch erbringen lassen, wenn man die Sporogonien zur richtigen Zeit (die wahrscheinlich in die Nachtstunden fällt) fixiert.

Aber für durchaus notwendig zur Entscheidung der Frage kann man diesen Nachweis nicht bezeichnen. Man kann auch an den Zellumrissen und an der Wanddicke erkennen, ob zwei Zellen als Schwesterzellen zu betrachten sind oder nicht und tut dies allgemein — es sei nur an Scheitelzellen, Kambiumzellen u. dgl. erinnert.

Was die Lebermoosgattungen, die keine Elateren ausbilden, anbetrifft, so handelt es sich um solche, die der Verfasser als rückgebildete betrachtet und früher[1]) als „Anelatereen“ bezeichnet hat.

Die sterilen Zellen des Sporogons von Corsinia z. B. sind nicht Schwesterzellen der Elateren. Man kann sie, wenn meine oben dargelegte Auffassung zutrifft, auch nicht als den Elateren anderer Lebermoose direkt homolog betrachten. Sie stimmen mit diesen in ihrer Funktion als „Nährzellen“ überein, entsprechen aber eigentlich steril gewordenen Sporenmutterzellen, nicht Schwesterzellen von Sporenmutterzellen. Dafür kann man auch die, freilich meines Wissens noch nicht vollständig aufgeklärten, Kernverhältnisse anführen. Leitgeb[2]) hat diese untersucht. Ursprünglich ist ein Kern vorhanden, später sind es öfters vier, häufiger nur zwei. Leitgeb vermutet, daß die Kernteilung durch Abschnürung geschehen, also eine direkte sei. Auch Scheidewände können auftreten. Das sind Erscheinungen, die an echten Elateren bis jetzt nicht bekannt

1) Goebel, Die Muscineen in Schenk, Handbuch der Botanik II (1883), S. 363.

2) H. Leitgeb, Über Bau und Entwicklung der Sporenhäute. Graz 1884, S. 21.

sind und dafür sprechen, daß die sterilen Zellen bei Sphaerocarpus und Corsinia tatsächlich eine andere Herkunft als die Elateren anderer Lebermoose haben. Es unterbleibt die Sporelaterteilung überhaupt, ein Teil der Sporenmutterzellen wird steril und funktioniert als Nährzellen.

Wir würden dann in der Rückbildung der Sporogonien zwei Schritte zu unterscheiden haben:

1. Unterbleiben der Sporelaterteilung, die fertilen Zellen werden unmittelbar zu Sporenmutterzellen (Riccia-Typus).

2. Ein Teil der Sporenmutterzellen wird steril und funktioniert als Nährzellen (Sphaerocarpus, Corsinia).

Letzteren Typus kann man dann nicht mehr, wie dies bisher meist geschah, als einen Übergang von elaterenbildenden Lebermoosen zu nicht mehr mit solchen ausgerüsteten betrachten, die Bezeichnung „Anelatereen" würde dadurch als gerechtfertigt erscheinen.

Diese Anelatereen gehören nach des Verfassers Ansicht nur der Marchantiaceen-Ricciaceen-Reihe an, zu der er auch die Sphaerocarpaceen und Riellaceen stellt, die von anderen der Jungermanniaceen-Reihe zugeteilt werden. Diese Stellung halte ich auch jetzt noch für die richtige — wir sehen, daß auch dies Sterilwerden potentieller Sporenmutterzellen bei Corsinia offenbar in derselben Weise erfolgt wie bei Sphaerocarpus und Riella. Wenn Cavers[1]) meint, meine Auffassung von Riella sei schwierig auf R. bialata anzuwenden, so ist dies, wie die Untersuchung dieser interessanten Art durch Herrn Dr. Kupper (auf dessen in Aussicht stehende Veröffentlichung ich hier verweisen muß), durchaus nicht der Fall.

Daß das Unterbleiben der Sporelaterteilung und schließlich die Ausschaltung der steril gewordenen Sporenmutterzellen einen Rückbildungsvorgang darstellt, wird auch wahrscheinlich durch Khasyaps[2]) neu entdeckte Gattung Fysonia, deren Sporogone zwar einen „Fuß" aber keine „Seta" haben, und deren Kapseln eine verhältnismäßig kleine Anzahl Sporen (etwa 120), aber keine sterilen Zellen besitzen. Der Entdecker betrachtet diese Gattung als in der Mitte zwischen Riccia und Corsinia stehend. Leider scheint die Entwicklungsgeschichte dieser merkwürdigen Gattung nicht näher bekannt zu sein.

---

1) F. Cavers, The Interrelationships of the Bryophytes. New Phylologist Reprint 1911, p. 10.

2) Vgl. Journal Indian bot. Society 1923, III, p. 201–203 (Mir nur aus einem Referat in „Botanical abstracts" [III, p. 649] bekannt).

Die im Vorstehenden teils nachgewiesene, teils angenommene Entstehung der Elateren durch Teilung einer Mutterzelle in eine sterile und eine fertile Tochterzelle erinnert unwillkürlich an Vorgänge, wie sie bei der Antheridien- und Archegonentwicklung stattfinden. Auch bei der ersteren teilt sich z. B. in einem Marchantiaceen-Antheridium jeder Quadrat in eine sterile und eine fertile Zelle, ebenso geht in den Archegonien der ganze (nach der vom Verfasser begründeten Anschauung) ursprünglich fertile Komplex von Innenzellen aus einer Zelle hervor, deren sterile Schwesterzelle die Deckelzelle ist. Nur sind von den ursprünglich fertilen Zellen alle bis auf die Eizelle steril geworden.

Diese Übereinstimmung in der Sporen- und Gametangienbildung kann man heranziehen für die Frage nach der Homologie der Sporangien und der Gametangien. Man könnte sie auch verwenden zur Stütze der Annahme, daß ein Sporogon eigentlich ein zusammengesetztes Gebilde sei, in welchem jede Sporenmutter- bzw. Urmutterzelle einem Gametangium entspreche. Denkt man sich ein Anthocerosporogon in eine Ebene abgerollt und dorsiventral, so würde das Archespor eine Zellfläche darstellen, zusammengesetzt aus einzelnen, je einem Gametangium homologen Zellen, wie am deutlichsten hervortritt, wenn man sie sich durch vegetative Zellen unterbrochen denkt[1]). Allerdings wären diese Archesporzellen von den Gametangienmutterzellen dadurch verschieden, daß sie nicht an der Oberfläche liegen (und sich auch nicht parallel zu dieser teilen), sondern mehr oder weniger tief in steriles Gewebe versenkt sind. Aber gerade Anthoceros zeigt uns ja, daß auch Gametangien, hier die Mikrogametangien, versenkt, d. h. von sterilem Gewebe überlagert werden können. Es ist nicht zu bezweifeln, daß dies anderen Lebermoosen gegenüber ein abgeleiteter Vorgang ist. Trotz des gekünstelten Versuchs einer anderen Deutung entsprechen die Mikrogametangien zweifellos einerseits den aus Oberflächenzellen entstehenden Archegonien von Anthoceros, andererseits dem Antheridium anderer Lebermoose, obwohl sie nicht oberflächlich, sondern in einer Schleimhöhle angelegt werden. Ebenso kann eine Überlagerung mit sterilen Zellen auch beim Archespor eingetreten sein.

Bei anderen Lebermoosen, schon bei Notothylas-Arten aber wäre, wie früher[2]) auszuführen versucht wurde, eine Änderung eingetreten, dadurch, daß die Columella fertil wurde, und dadurch eine Zu-

1) Vgl. auch H. Schenck, Über die Phylogenie der Archegoniaten und der Characeen. Englers Jahrb. 1908, XLII.

2) Organographie, 2. Aufl., S. 738.

sammenhäufung von Zellen, welche die Sporelaterteilung erfahren, eintrat. Ähnliche Fälle kennen wir ja auch von den Mikrosporangien der Samenpflanzen. Es darf in dieser Hinsicht auf früher Ausgeführtes verwiesen werden, um so mehr als solche Vergleiche ja immer auf unsicherem Grunde sich bewegen. Jedenfalls wäre es von erheblicher Bedeutung, wenn die Sporelaterteilung allgemein als für alle Lebermoose gültig nachgewiesen werden könnte. Die Stellung der Anthocerotaceen zu den Lebermoosen aber wird dadurch weiter begründet, daß sie nicht nur in der Gametangienentwicklung, sondern auch in der Sporogonentwicklung (Sporelaterteilung) der Hauptsache nach mit diesen im wesentlichen übereinstimmen.

In der „Organographie" wurde hervorgehoben, daß die Sporophyten der Anthocerotaceen diejenigen sind, deren Bau noch am meisten Übereinstimmung mit dem des Gametophyten aufweist (Übereinstimmung im Bau der Spaltöffnungen, die früher verneint wurde, aber doch vorhanden ist, Assimilationsgewebe). Das wird von der „antithetischen" Theorie des Generationswechsels als ein stark abgeleitetes von der „homologen" als ein primitives Merkmal angesehen. — Das Sporogon wird von ihr als ein mehr oder minder stark umgebildeter sporenbildender Thallus angesehen. Die oben erwähnte Ableitung geht von der letztgenannten Annahme aus und hält also die Sporogone von Anthoceros für primitive, die von Notothylas für abgeleitete.

Ist aber das Sporogon ein umgebildeter Thallus, dessen Sporelaterteilungen den bei der Gametangienentwicklung auftretenden entsprechen, so würde es ein ursprünglich nicht einheitliches, sondern aus einer Anzahl miteinander versenkter in das Gewebe vereinigten Sporangien zusammengesetztes darstellen, es wären so viele Sporangien vorhanden als fertile Zellen. Daß die sterilen Zellen bei der Sporelaterteilung nach unten hin abgeschnitten werden, ist sicher durch die Lage des Meristems bedingt. Wir würden in dem Vorhandensein steriler Zellen also das letzte Zeichen einer ursprünglichen Getrenntheit der fertilen Zellen sehen können, während später das Sporogon durch das Schwinden der Columella (die fertil wird) immer mehr zu einem einheitlichen Gebilde wird und das Vorhandensein eines, eine glockenförmig gewölbte Zellfläche darstellenden Archespors auf die primitiven Formen beschränkt ist.

Die Sporelaterteilung aber wird beibehalten, bis sie schließlich bei den Anelatereen verschwindet.

Die Laubmoose zeigen zwar (mit Ausnahme von stark rückgebildeten Sporogonformen wie denen von Archidium) die Anlage eines

aus einer Zellschicht bestehenden Archespors, aber ein Vorgang, den man mit der Sporelaterteilung vergleichen könnte, ist bei ihnen nicht bekannt. — Die Vorgänge bei der Archesporbildung, an die man allenfalls denken könnte, lassen sich dazu doch wohl kaum heranziehen. Wie viele andere Gründe, spricht auch das Fehlen der Sporelaterteilung bei den Laubmoosen dafür, daß diese sich nicht von irgendeiner Gruppe der jetzt noch lebenden Lebermoose ableiten lassen, denn die Anelatereen können als reduzierte Formen dafür doch offenbar nicht in Betracht kommen.

Die letzten Ausführungen, die an die Betrachtung der Sporelaterteilung geknüpft wurden, sind zweifelsohne sehr unsicherer Art. Immerhin dürfte es erlaubt sein, die uns noch vielfach rätselhaften Gestaltungsverhältnisse der Sporogone auch von den oben gegebenen Gesichtspunkten aus zu betrachten.

Inhaltsübersicht.

1. Für die Anthocerotaceen wurde nachgewiesen, daß bei ihnen die Differenzierung in fertile und sterile Zellen dadurch zustande kommt, daß eine zunächst noch „indifferente" Archesporzelle sich in eine sterile und fertile teilt (Sporelaterteilung). Die bisher aufgenommenen Verschiedenheiten zwischen den verschiedenen Gattungen der Anthocerotaceen sind nicht vorhanden, die Sporelaterteilung findet bei allen untersuchten Gattungen statt. Die sterilen Zellen teilen sich weiter durch Querwände, das „Netzwerk" steriler Zellen bei Anthoceros entsteht erst sekundär.

2. Dieselbe Sporelaterteilung konnte auch bei anderen Lebermoosen teils nachgewiesen, teils sehr wahrscheinlich gemacht werden. Vielfach teilt sich dann die fertile Zelle weiter, so daß aus ihr mehrere Sporenmutterzellen hervorgehen können, was bei den Anthocerotaceen, wenn überhaupt, so doch jedenfalls nur selten stattfindet.

3. Diese Übereinstimmung im Eintreten der Sporelaterteilung ist ein weiterer Grund dafür, die Anthocerotaceen als in die Gesamtgruppe der Lebermoose gehörig zu betrachten.

4. Die Sporelaterteilung ist also ein für die Lebermoose charakteristisches Merkmal. Sie wird ausgeschaltet bei den Anelatereen. Bei diesen sind zweierlei Rückbildungsformen eingetreten. Bei beiden unterbleibt die Sporelaterteilung. In einem Falle (Corsinia, Sphaerocarpus, Riella) ist aber ein Teil der ursprünglich fertilen Zellen steril geworden, im zweiten (Riccia, Fysonia) fehlen diese sterilen Zellen.

5. Die Sporelaterteilung ist von Bedeutung einerseits für die Frage nach der Homologie von Gametangien und Sporangien, andererseits für die, ob man die Sporangien als einfach oder als durch Vereinigung von (mit den Gametangien homologen) zahlreichen Ursporangien zustandegekommen ansehen soll. Jedes dieser letzteren würde aus einer Teilung einer Zelle in eine fertile und eine sterile hervorgegangen sein, die sich beide weiter teilen können — ebenso wie dies in den Gametangien geschieht.

Zur Frage nach der Herkunft der Blumenblätter.

Von **Wilhelm Troll**, München.

(Mit 17 Abbildungen im Text.)

Die Frage nach der Herkunft der Blütenhülle hat die Botaniker schon früh beschäftigt und wurde seither in recht verschiedener Weise beantwortet. Namentlich die Herkunft der Blumenblätter war stets in besonderer Weise problematisch.

Es bestanden von vornherein zwei Möglichkeiten: entweder die Blumenblätter leiten sich wie die Kelchblätter direkt aus der Blüte benachbarten Hochblättern ab, oder aber sie entstanden von oben her, durch Umbildung von Mikrosporophyllen, von Staubblättern.

Im ersteren Sinne hat sich zuerst Goethe in seiner Metamorphose der Pflanzen ausgesprochen, in späterer Zeit bestimmt und deutlich Prantl[1]), der sich entschieden gegen die „neuerdings mehrfach geäußerte Ansicht, die Kronenblätter gingen allgemein durch Umbildung der Staubblätter hervor", erklärte und seine Anschauung durch die Verhältnisse bei der Gattung Anemone stützt: „Somit ist in der Gattung Anemone eine vollständige Stufenreihe vom einfachen kronenartigen Perigon bis zur scharfen Differenz von Kelch und Krone (in der Sect. Knowltonia) vorhanden, welche zeigt, daß letzterenfalls nicht etwas Neues zu dem einfachen Perigon hinzukommt, sondern daß letzteres unter Vermehrung seiner Blattgebilde sich in zwei Teile differenziert, die zunächst noch durch Übergänge verbunden sind, schließlich unvermittelt aufeinanderfolgen." In ähnlicher Weise wie bei Knowltonia dachte sich Prantl auch bei Adonis und Paeonia Kelch und Krone entstanden.

Die gegenteilige Ansicht hat zuerst de Candolle[2]) ausgesprochen.

1) Prantl, K., Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. Englers Bot. Jahrb. IX, 1887.

2) De Candolle, A. P., Theorie élémentaire de la botanique. Paris 1813. Ders., Considerations sur les fleurs doubles. Mem. de la Soc. d'Arcueil III, 1817.

Spätere Botaniker, vor allem Naegeli[1]), Drude[2]), Celakovsky[3]) und Goebel[4]) sind ihm darin gefolgt. Die Herkunft der Blumenblätter aus Staubblättern schien somit sichergestellt und das Problem seiner Lösung zugeführt zu sein.

Dem war jedoch nicht so. Glück[5]) griff 1919 die alte Frage wieder auf und stellte sich auf den gegenteiligen Standpunkt. Die Blumenblätter sollen nicht (sekundär) aus Staubblättern, sondern direkt aus Hochblättern hervorgegangen sein, die eine sehr starke Vereinfachung erfahren haben.

Glück hat zur Bekräftigung seiner Ansicht ein großes Beweismaterial beigebracht, das seinem Umfang nach geeignet wäre, Bedenken gegen die Richtigkeit seiner Auffassung nicht aufkommen zu lassen. Es ist das ein besonderer Vorzug gegenüber allen früheren Arbeiten, in denen man zumeist die erforderliche Beweisführung vermißt. Es ist ein weiteres Verdienst von Glück, das Problem von zwei neuen Seiten angegangen zu haben, durch die Betrachtung der Nervatur und der Gestalt der Blumenblätter. Namentlich den Nervensystemen legt Glück für die morphologische Bewertung der Blumenblätter große Bedeutung bei. Daneben ist die Gestalt der Blumenblätter, was hier gleichbedeutend mit Umrißform ist, kaum weniger wichtig.

Was die Heranziehung der Nervatur anlangt, so hat Goebel[6]) ihre Brauchbarkeit für die Begründung stammesgeschichtlicher Annahmen in Abrede gestellt. „Die Nervaturverhältnisse können die gutgestützte Annahme, daß die Blumenblätter der Angiospermen steril gewordene Mikrosporophylle seien, in keiner Weise erschüttern." Was Goebel vor allem rügt: in Glücks Darstellung fehlt ganz die Entwicklungsgeschichte. Die Nervatur ist etwas Sekundäres, sie ist ganz durch die Art und Weise bestimmt, wie das Blatt wächst. Soll also die Heranziehung der Nervatur brauchbare Ergebnisse zeitigen, so muß die Entwicklungsgeschichte des Nervensystems ermittelt und es müssen die noch jungen Stadien verglichen werden, nicht die Nervenverteilung

1) Naegeli, C., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammung. München und Leipzig 1884.

2) Drude, O., Die systematische und geographische Anordnung der Phanerogamen. In Schenk, Handbuch der Botanik III, 2, 1887.

3) Celakovsky, L. J., Über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüte und über den Ursprung der Blumenkrone. Sitzungsber. d. k. böhm. Ges. d. Wiss. Math.-naturw. Kl. 1900.

4) Goebel, K., Organographie der Pflanzen, Bd. III. Jena 1923.

5) Glück, H., Blatt- und blütenmorphologische Studien. Jena 1919.

6) Goebel, K., Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau. Jena 1922.

im ausgewachsenen Blatt. Die Vorarbeiten dazu hat v. Gumppenberg[1]), ein Schüler Goebels, geleistet.

Soweit sich die Glücksche Argumentation auf die Nervaturverhältnisse der Blumenblätter stützt, ist sie also nicht stichhaltig. Nicht anders verhält es sich aber mit der Heranziehung der Gestalt der Blumenblätter, ja, was Glück in dieser Hinsicht anführt, schlägt sogar bei genauerem Zusehen um in einen Beweis für die gegenteilige de Candollesche Anschauung. Dies zu zeigen ist die Aufgabe der folgenden Darlegungen, welche im Rahmen einer größeren blütenmorphologischen Arbeit in ausführlicherer Form erscheinen werden.

Die Gestalt der Blumenblätter ist ein vernachlässigtes Kapitel der Morphologie. Es wäre vieles darüber zu sagen. Hier aber kommt es namentlich auf ein Gestaltsmerkmal an, die sogenannte Ausrandung der Blumenblätter, weil Glück damit seine Ableitung stützt. Die Ausrandung ist eine an Blumenblättern weitverbreitete und geradezu typische Erscheinung[2]); es gibt nur wenige, vielleicht gar keine Familie der Dikotylen, in der sie nicht aufträte, wenn anders überhaupt Petala ausgebildet sind. Um so mehr muß es überraschen, daß sie als solche noch nicht erkannt worden ist. Die Literatur schweigt sich darüber, wie überhaupt über die Fragen, welche die Gestalt der Blumenblätter betreffen, fast vollkommen aus.

Die Ausrandung besteht darin, daß der distale Rand des Blumenblattes, also der vom Blütenzentrum abgekehrte Rand, eine Ausbuchtung von wechselndem Umfang, d. h. von wechselnder Breite und Tiefe aufweist. Die in Fig. 1 abgebildeten Beispiele geben davon ein ausreichendes Bild. Besonders merkwürdig ist das Verhalten der Stellaria-Arten, bei denen die Ausrandung beinahe bis an die Basis des Petalums reicht; die Blumenblätter erscheinen bei oberflächlicher Betrachtung dedoubliert.

In dieser Ausrandung sieht Glück ein Merkmal, daß die Blumenblätter mit den Hochblättern verbindet und sie als eine besondere Ausbildungsform derselben erscheinen läßt. Er hat seine Anschauung vorzüglich am Beispiel der Umbelliferen entwickelt, weshalb wir auch hier davon ausgehen.

Die Entwicklung des Laubblattes läßt sich schön bei Heracleum sphondylium L. verfolgen. In früher Jugend ist das Blattprimordium

1) v. Gumppenberg, O., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Blumenblätter mit besonderer Berücksichtigung der Nervatur. Botan. Archiv VII, 1924.

2) Wir haben darauf schon an anderer Stelle (Über die Staubblattkrümmungen der Umbelliferen. Flora 1926, N. F. 20) hingewiesen.

ein dreiteiliges Gebilde (Fig. 2), an dem als wichtigster Teil die mächtig entwickelte Scheide erscheint, zwischen deren beiden „Flügeln" die Anlage der Spreite als unscheinbarer Stummel steht. Die Entwicklung der Scheide eilt derjenigen der Spreite zunächst also stark voran. Später ist es bei den eigentlichen Laubblättern umgekehrt: die Scheide bleibt gegenüber der Spreite relativ klein. Anders aber verhalten sich die Hochblätter. An ihnen ist die Spreite gehemmt, die Scheide jedoch gut entwickelt. Sie halten also ein frühes entwicklungsgeschichtliches Stadium der Laubblätter dauernd fest, sie bleiben auf einer Organisationsstufe

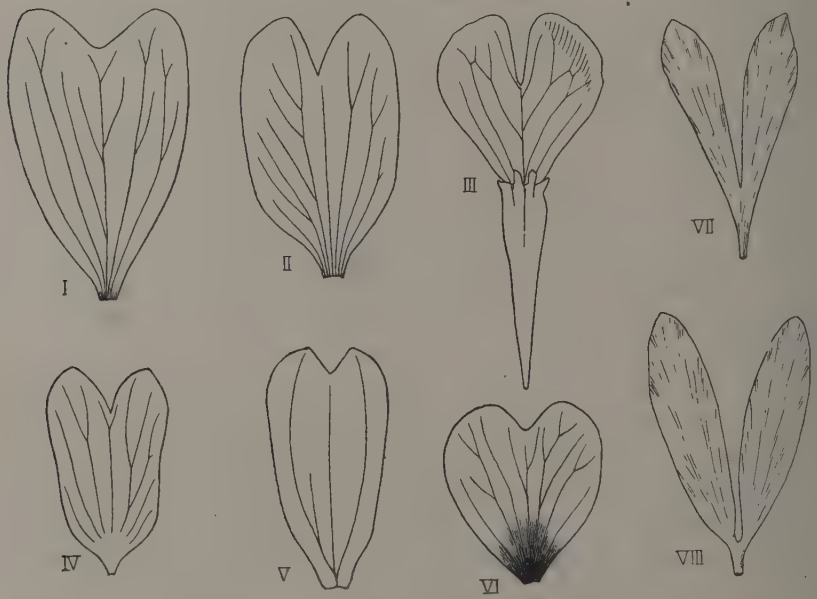


Fig. 1. Beispiele für die Ausrandung der Blumenblätter. *I* Malva silvestris L. *II* Epilobium parviflorum Schreb. *III* Melandrium rubrum Garcke. *IV* Claytonia sibirica L. *V* Saxifraga petraea L. *VI* Potentilla nepalensis Hook. *VII* Stellaria nemorum L. *VIII* Stellaria media Vill.

stehen, welche von den Laubblättern überschritten wird. Die Scheide selbst faßt Glück auf als stipulares Gebilde, d. h. er betrachtet die beiden „Flügel" der Scheide als Nebenblätter oder Stipeln, die mit dem Blattgrund vereinigt sind.

Glück behauptet nun, „daß die Kronblätter der Umbelliferen ein noch primitiveres Stadium des Laubblattes darstellen als die Hochblätter und zwar schon deshalb, da sie noch höher an der Achse inseriert sind als diese letzteren" (a. a. O. S. 192). Die Blattscheide der Umbelliferen

soll also auch innerhalb der Blüte auftreten und zwar in der Gestalt des Kronblattes. „Das Kronblatt stellt ein primitives Stadium der Blattscheide dar und entspricht einer spreitenlosen Scheide oder zwei spreitenlosen Stipeln, die oft noch zu mächtiger Entwicklung gelangen; dabei bleibt von der ursprünglichen Spreite nur noch ein kleiner, terminaler Stummel (= Kronblattspitze) erhalten" (a. a. O. S. 192). „Die primitivste Form der Umbelliferenscheide wird repräsentiert von den Kronblättern, die zwei spreitenlosen Stipeln identisch sind" (a. a. O. S. 192).

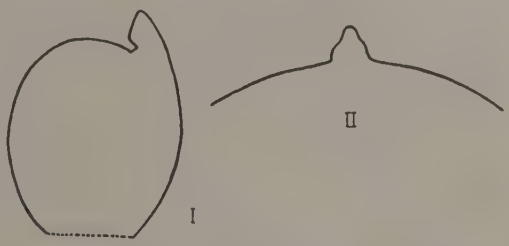


Fig. 2. Blattanlagen von Heracleum sphondylium, nach Glück. *I* Blattanlage von der Seite. Die Scheide ist stark entwickelt, während die Spreite noch unscheinbar ist. *II* Oberer Teil der Anlage ausgebreitet.

Als Beispiele mögen die in Fig. 3 *I* und *II* abgebildeten Blumenblätter von Orlaya grandiflora Hoffm. und Heracleum sphondylium L. dienen. Die kleine mediane und nach innen gekrümmte Spitze entspricht nach Glück dem letzten, noch vorhandenem Rest der Blattspreite, während die zwei Flügel der eigentlichen Blattscheide gleichkommen. Da die Umbelliferenscheide aber ein Stipulargebilde ist, so ist die von dieser Anschauung geforderte Natur der Kronblattflügel leicht zu erraten: sie sind nichts anderes als zwei flügelartige Vaginalstipeln, zwischen denen noch ein Rest der Spreite erhalten bleibt. Die Ausrandung dieser Petala aber kommt zustande durch die Reduktion der Spreite. Sowohl bei Heracleum sphondylium L. wie bei Orlaya grandiflora Hoffm. weisen die Blumenblätter bekanntlich zweierlei Gestalt auf. An den äußeren Blumenblättern der Randblüten sind die „Flügel" sehr ansehnlich ausgebildet, an denen der inneren Blüten dagegen sind sie beträchtlich kleiner. Bei anderen Arten kommt es zu einer „Flügelbildung", d. h. Ausrandung überhaupt nicht, die Petala sind dann nur in eine kurze Spitze, nach Glück den letzten Rest der Spreite, ausgezogen.

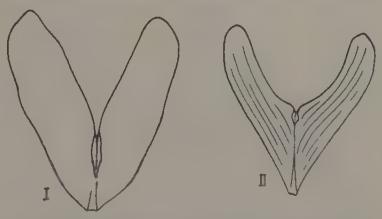


Fig 3. Blumenblätter der Randblüten *I* von Orlaya grandiflora, *II* von Heracleum sphondylium.

Das ist eine zunächst sehr einleuchtende und überzeugende Ableitung für die Ausrandung der Blumenblätter, die Glück auch noch für andere Beispiele durchführt. Anders deutet er die Ausrandung, welche an den Blumenblättern mancher Ranunculaceen auftritt, z. B. bei Paeonia albiflora Pall. (Fig. 4).

Die der Blüte benachbarten Hochblättchen bestehen aus einem Scheidenteil und einem linealen oder lanzettlichen grünen Spreitenrudiment. Die äußeren Kelchblätter (Fig. 4 *I*) sind etwa rechteckig, und gehen in zwei schwache Läppchen aus, zwischen denen als letzter Spreitenrest eine feine Granne sitzt. Die inneren Kelchblätter (Fig. 4 *II*) sind größer; ihr Scheidenteil ist jedoch in Form von zwei mächtigen Vaginalstipeln entwickelt, zwischen denen sich die pfriemliche, oft stattliche Granne erhebt. Hier repräsentieren also die Kelchblätter ein noch recht primitives Entwicklungsstadium der Stipularscheide des Laubblattes. Die Kronblätter (Fig. 4 *III*) endlich sind groß, zart, oval und tief ausgerandet, aber in der Ausrandung fehlt das grannenförmige Blattrudiment. Nach Ansicht von Duchartre[1]) sind diese Kronblätter nichts anderes als Scheiden, die nur zarter sind als die Kelchblätter. Glück (a. a. O. S. 434) jedoch deutet die Ausrandung hier anders. Die Kronblätter sitzen nicht wie die Kelchblätter mit breiter, sondern mit verschmälerter Basis der Achse an. Das deutet darauf hin, daß das Kronblatt vielmehr der Basis einer nicht gestielten Blattfläche entspricht und in die gleiche Richtung weist nach Glück auch das Vorhandensein der Ausrandung: es soll sich um den Herkömmling eines geteilten Blattes handeln, wie es bei Paeonia überall vorkommt. Indes lassen sich, wie wir sehen werden, beide Auffassungen nicht halten und müssen einer näher liegenden anderen weichen.

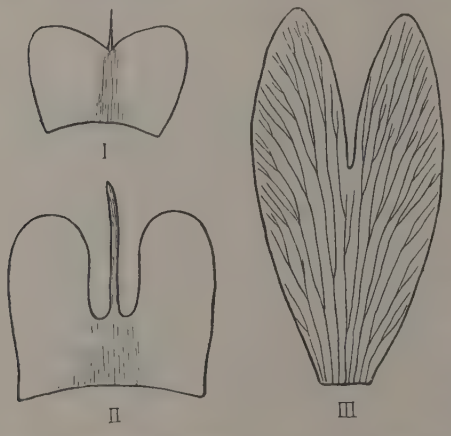


Fig. 4. Paeonia albiflora. *I* und *II* Kelchblätter, *III* Kronblatt. Nach Glück.

Für denjenigen, der durch die Glück-Duchartresche Ableitung der Kronblattausrandung nicht voll überzeugt worden ist, entsteht hier

1) Duchartre, P., Elements de Botanique. II. ed., p. 542—543. Paris 1877.

die Frage: läßt sich die Ausrandung der Blumenblätter nicht etwa auch aus ihrer Herkunft aus den Staubblättern verstehen? Sollte dies möglich sein, so bestünde keine Veranlassung die gut gestützte, von de Candolle herrührende Ableitung der Blumenblätter aus Staubblättern aufzugeben — im Gegenteil: ein solcher Nachweis wäre sogar geeignet, das Problem endgültig zugunsten dieser Auffassung zu unterscheiden.

Will man die aufgeworfene Frage beantworten, so wird man Blüten betrachten müssen, in denen die Grenze zwischen Androeceum und Blumenkrone nicht scharf entwickelt ist, in denen sich also Übergangsbildungen zwischen Staubblättern und Blumenblättern, wie solche von jeher als beste Stütze für die de Candollesche Auffassung angesehen wurden, finden; Blüten, welche die Blumenblätter in statu nascendi zeigen. Das ist bei vielen der sogenannten „gefüllten" Blüten der Fall und namentlich bei deren Vorstufen, also Blüten, bei denen nur ein Teil der Sporophylle petaloid ausgebildet ist. Neben ihnen versprechen solche Blüten Aufschluß, deren Staubblätter schon normalerweise staminodial und petaloid ausgebildet sind.

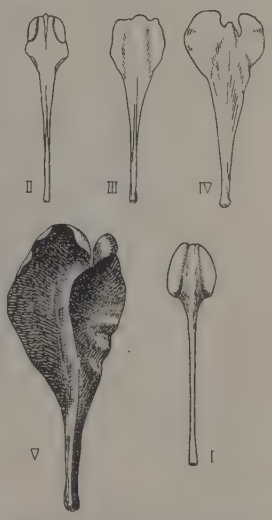


Fig. 5. Anemone hepatica f. flore pleno. Übergangsbildungen zwischen Staubblättern und Blumenblättern. *I* Staubblatt, *II* Staubblatt mit reduzierter Anthere, *III*—*V* Staminodien.

Solche aufschlußreichen Übergangsbildungen zwischen Staubblättern und Blumenblättern fand ich in den Blüten der gefüllten Form von Anemone hepatica L., der f. flore pleno ht. Bei dieser Form sind fast sämtliche Staubblätter und Fruchtblätter in Blumenblätter umgebildet von dem Aussehen und der Größe, wie sie normalerweise aufzutreten pflegen. Unter diesen vollständig umgebildeten Staubblättern aber finden sich manchmal auch weniger stark veränderte Stamina, die man in eine lückenlose Reihe anordnen kann, welche alle Zwischenstufen von unveränderten Staubblättern zu echten Blumenblättern umfaßt. Sie sind in Fig. 5 *I*—*V* dargestellt.

Die Staubblätter haben ein dünnes Filament, das sich in das ansehnliche Konnektiv verbreitert. Seitlich an ihm sitzen die beiden Pollensäcke (Fig. 5 *I*).

Die Übergangsbildungen beruhen nun sämtlich darauf, daß die Pollensäcke teilweise oder ganz steril werden. Wie aus Fig. 5 *II* er-

sichtlich ist, beginnt dieser Vorgang von unten her in der Weise, daß an die Stelle des Pollensackgewebes dünne „Flügel“ treten. Schließlich (Fig. 5 *III*) bleibt von der Anthere gar nichts mehr übrig, die beiden Theken haben sich in flügelartige Auswüchse des Konnektivs verwandelt, die von diesem selbst noch deutlich zu unterscheiden sind. Fig. 5 *IV* zeigt die Form weiter umgebildeter Staubblätter; die flügelartigen Konnektivanhänge erscheinen als Konnektivverbreiterung, sie haben sich stark vergrößert und sind über die Konnektivspitze hinaus ausgewachsen. Diese selbst ist noch deutlich zu erkennen. Bedeutsam ist die der Spitze zugekehrte Einkrümmung der Flügel in die Konnektivebene, wenn man das in Fig. 3 *II* abgebildete Petalum von Heracleum

Fig. 6. *I* Blüte von Dichapetalum vestitum; *II* Tapura guyanensis, Blumenkrone und Staubblätter. Nach Wettstein.

sphondylium damit vergleicht. Das ist mehr als eine zufällige Ähnlichkeit!

Besonders beachtet muß auch die Veränderung des Filamentes werden, die sich schon auf dem in Fig. 5 *II* dargestellten Stadium der Umbildung bemerkbar macht und auf dem folgenden noch deutlicher geworden ist; gemeint ist seine Verbreiterung. Auf dieser sowohl wie auf der noch weiteren Vergrößerung der Flügel beruht die Form des Stadiums Fig. 5 *V*. Die Verbreiterung der Konnektivregion ist hier stetig in die Verbreiterung des Filamentes übergeleitet und es ist auf diese Weise ein petaloides Blattorgan zustandegekommen, dessen Blumenblattähnlichkeit sich außer in der Gestalt auch noch in der Farbe äußert.

Was uns aber hier besonders interessiert, das ist die Ausrandung an der Spitze dieser Übergangsbildung zwischen einem Staubblatt und einem Blumenblatt von der gewöhnlichen Gestalt. Ihr Zustandekommen ist aus den vorhergehenden Stadien vollkommen klar. Sie entstand aus

dem Emporwachsen der sterilen Konnektivflügel über das Konnektiv selbst. Dessen Spitze ist in Fig. 5 *IV* noch deutlich zu erkennen; in Fig. 5 *V* ist davon nichts mehr zu sehen, da sie mit in die Flügelbildung, die in Fig. 5 *IV* noch weniger kräftig ist, einbezogen wurde.

Als Resultat dieser Umbildung liegt uns also ein Blumenblatt vor, das uns an seiner Spitze deutlich eine Ausrandung zeigt. Diese ist an den normalen Blumenblättern von Anemone hepatica L. nicht mehr zu sehen, sie ist dort offenbar wieder ausgeglichen worden.

Auf noch eine Eigentümlichkeit dieser Übergangsbildungen soll hingewiesen werden. Wie Fig. 5 *V* zeigt, ist das Petalum in seiner Mediane, besonders an der Spitze, leicht eingekrümmt. Die „Flügel"

Fig. 7. Anemone angulosa Lam. Zwei Blüten mit Übergangsbildungen zwischen Staubblättern und Blumenblättern (mit × bezeichnet).

aber sind seitlich zurückgeschlagen. Vergleichen wir damit die Blumenblätter mancher Dichapetalaceen, z. B. von Dichapetalum vestitum und Tapura guyanensis (Fig. 6 *I* und *II*), bei welch letzterer die Ausrandung nur an den beiden größeren Blumenblättern der dorsiventralen Blüten zu sehen ist, so ergibt sich eine so große Übereinstimmung, daß ein Zweifel an der staminodialen Natur dieser Blumenblätter nicht aufkommen kann. Weiter begegnet uns die Eigentümlichkeit der Einkrümmung an den Blumenblättern der Umbelliferen, entweder ähnlich oder in gesteigerter Form. Die Krümmung des Petalums kann dort so weit gehen, daß seine Spitze der Basis genähert ist (Eryngium). Die Flügel sind alsdann weit zurückgeschlagen.

Ähnliche Übergänge zwischen Staubblättern und Blumenblättern kann man in den Blüten der Anemone angulosa Lam. finden. Bei ihr ist überhaupt die Scheidung von Krone und Androeceum nicht so scharf

durchgeführt wie bei Anemone hepatica normalerweise. Die äußersten Blumenblätter sind zugleich die größten; auf sie folgen nach innen kleinere, die mitunter eine deutliche Ausrandung der Spitze erkennen lassen (Fig. 7). Daß diese hier ebenso zustandekommt wie bei Anemone hepatica f. flore pleno, belegen weniger weit umgebildete Staubblätter, wie eines in Fig. 8 *III* dargestellt ist. Die eine Theka ist hier schon vollständig zu einem petaloiden Flügel umgebildet, die andere Theka ist im Schwinden begriffen. Die Ausrandung ist schon deutlich zu sehen. Das Staminodium Fig. 8 *II* entspricht vollkommen dem in Fig. 4 *III* abgebildeten Petalum von Paeonia albiflora Pal.

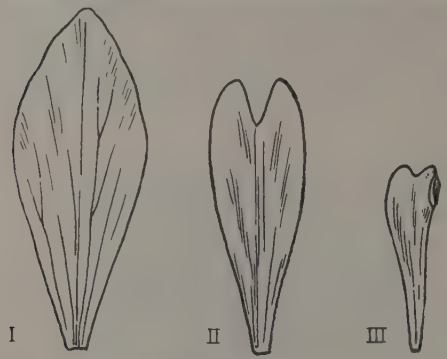


Fig. 8. Anemone angulosa L. *I* Blumenblatt, *II* ausgerandetes Staminodium, *III* Staubblatt mit rudimentärer Anthere.

Wie aus diesem Beispiel hervorgeht, findet gleichzeitig mit dem Sterilwerden der Anthere eine erhebliche Vergrößerung des sich umbildenden Staubblattes statt, in deren Gefolge offenbar auch die Ausrandung ausgeglichen wird. Diese erscheint somit als eine Wachstumshemmung in der Mediane des Petalums oder des Staubblattes. Besonders deutlich ist das an jenen Übergangsbildungen, an denen die Konnektivspitze noch zu sehen ist. Das Längenwachstum des Blattorganes ist in der Mediane zunächst gehemmt, die Spitze bleibt hinter den seitlichen Teilen zurück. Diese Hemmung kann aber auch aufgehoben werden. Bei den angeführten Anemonen tritt das mit dem völligen Sterilwerden des Staubblattes normalerweise ein; es gibt aber auch Blumenblätter, wo diese Hemmung bestehen bleibt. Zu ihnen gehören beispielshalber die Petalen der Rosa-Arten.

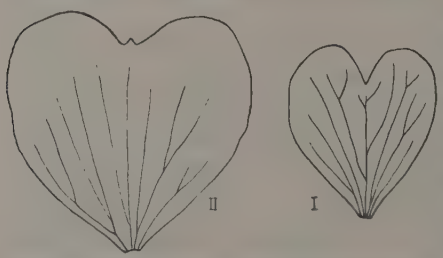


Fig. 9. Blumenblätter. *I* von Rosa arvensis, *II* von Rosa Jundzillii.

Die Blumenblätter der meisten Rosa-Arten zeigen schön die Ausrandung des distalen Randes. Bei Rosa arvensis Huds. greift diese ziemlich tief (Fig. 9 *I*). Weniger tief ist sie bei einer Art wie Rosa

Jundzillii Bess. (Fig. 9 *II*), wo außerdem noch die eigentliche Blattspitze klein und unscheinbar in der Ausrandung sitzt. Neben solchen stärker ausgerandeten Blumenblättern kommen auch andere vor, bei denen kaum mehr etwas zu erkennen ist. Solche Petala besitzt eine in Fig. 10 *I* abgebildete Rosa hybrida ht.

In den Blüten dieser Hybride finden sich, wie auch sonst, reichlich Übergangsbildungen zwischen Staubblättern und Blumenblättern. Unter diesen interessieren uns vor allem solche, an denen die Anthere noch teilweise erhalten ist. Fig. 10 *IV* zeigt uns ein Beispiel, wo die

Fig. 10. Rosa hybrida ht. *I* Blumenblatt, *II* und *III* ausgerandete Staminodien, *IV* und *V* Staubblätter, welche zum Teil umgebildet sind.

eine Antherenhälfte noch vollständig ist, während die andere sich zu einem großen gedrehten Flügel umgebildet hat. Die fertile Hälfte ist stark eingekrümmt, offenbar eine Folge der Hemmung des Längenwachstums auf dieser Seite, die auf der sterilen Seite weggefallen ist. Der sterile Flügel hat die rote Farbe der Petala angenommen. Wird auch noch die andere Hälfte des Staubblattes steril, so ergibt sich eine Übergangsform, wie sie aus Fig. 10 *II* und *III* ersichtlich ist. Die Umrißform des Petalums ist hier schon erreicht, nur an Größe steht dieses Zwischenglied dem eigentlichen Petalum noch beträchtlich nach, wie wir das auch für Anemone anzuführen hatten. Was aber besonders zu beachten ist: das Staminodium ist deutlich und tief ausgerandet,

ganz ähnlich wie etwa die Petala von Rosa arvensis. Über das Zustandekommen dieser Ausrandung kann ebensowenig wie bei den besprochenen Anemonen-Arten ein Zweifel bestehen. Und wie dort, so sehen wir auch hier einen Ausgleich dieser Ausrandung eintreten. Die eigentlichen Blumenblätter (Fig. 10 *I*) sind nicht mehr ausgerandet und außerdem bedeutend größer als die Zwischenformen. Wir sehen hier also innerhalb der Arten einer Gattung zunächst Petala mit deutlicher Ausrandung, daneben andere, bei welchen sie schwächer wird und endlich Formen, bei denen sie ganz geschwunden ist.

Wir wollen nun noch einmal unser Augenmerk auf die kleine Spitze richten, die in der Ausrandung des Petalums von Rosa Jundzillii (Fig. 9 *II*) steht und uns an Hand der Fig. 11 vorstellen, daß das Blumenblatt mit dieser seiner Spitze eingekrümmt und infolge davon zurückgeschlagen ist: so bekommen wir die Form des Umbelliferenpetalums. An ihm läßt sich die eingekrümmte Spitze regelmäßig beobachten; sie kann ebenfalls unbedeutend sein (Eryngium), manchmal indes wird sie recht ansehnlich und hat die Systematiker veranlaßt, ihr einen eigenen Namen beizulegen. So schreibt Bischoff[1]): „Bei Heracleum ist das Blumenblatt in der Bucht, wie bei vielen anderen Doldenpflanzen, mit einem einwärts gebogenen Läppchen (cum lacinula inflexa) versehen.“ Zum morphologischen Verständnis trägt eine solche rein beschreibende Namengebung natürlich nicht bei, sie ist eher geeignet, ein solches Verständnis aufzuhalten. Es handelt sich hier aber nicht um eines jener morphologisch immer verdächtigen „Anhangsgebilde“, sondern um die Spitze des Petalums, dessen seitliche Teile als „Flügel“ stark auswachsen können.

Es handelt sich aber auch nicht um ein Spreitenrudiment, wie Glück meint. Wir haben es in dem Petalum der Umbelliferen nicht mit der „primitivsten Form der Umbelliferenscheide“ zu tun, also einem komplexen Gebilde, das aus einem Spreitenrudiment und zwei Vaginalstipeln besteht, sondern mit einem einheitlichen Blattorgan, das zweifellos ebenso aus der Umbildung des Staubblattes hervorgegangen ist wie das Petalum von Rosa, wenn auch Übergänge hier nicht mehr vorzukommen scheinen. Die von Glück als Stipeln gedeuteten „Flügel“ stellen wie bei Rosa Konnektivverbreiterungen dar, das Spreitenrudiment Glücks ist die Blattspitze des Petalums.

Nach der Glückschen Deutung ist auch die Einkrümmung der Petala, wie sie gerade für die Umbelliferen so charakteristisch ist, nicht

1) Bischoff, G. W., Handbuch der botanischen Terminologie I. Nürnberg 1833, S. 326.

recht verständlich. Sie ist aber keineswegs eine Eigentümlichkeit der Umbelliferen allein. Sie ist bei ihnen nur extrem aufgetreten, während sie sich sonst als leichte kahnförmige Konkavität der Petala äußert und als solche sehr vielen Blumenblättern zukommt. Erinnern wir uns an das in Fig. 5 *V* abgebildete Staminodium von Anemone hepatica f. flore pleno ht., so wird uns auch diese Eigentümlichkeit der Blumenblätter verständlich als eine Begleiterscheinung der staminodialen Umbildung der Staubblätter.

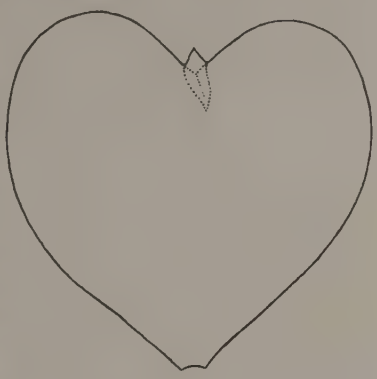


Fig. 11.

Zur Bekräftigung dieser unserer Deutung der Ausrandung der Blumenblätter soll noch ein Beispiel hier auftreten, nämlich die Blüte von Canna. Sie ist bekannt durch die ganze oder teilweise staminodiale Ausbildung der Staubblätter. Das eigentliche Perianth ist unscheinbar. Es ist ersetzt durch die großen petaloiden Staminodien. Diese sind in der Vierzahl vorhanden, eines davon ist abweichend gestaltet und wird als Labellum bezeichnet.

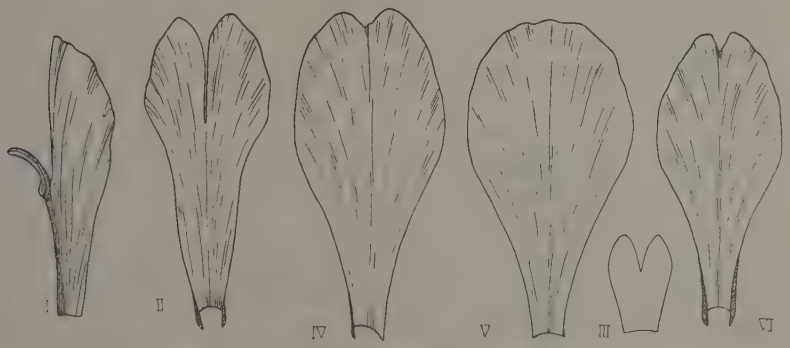


Fig. 12. *I—V* Canna iridiflora: *I* Staubblatt, *II* Labellum. *III* jüngeres Stadium desselben, *IV* erstes Staminodium, *V* zweites Staminodium, *VI* Labellum von Canna indica.

Halten wir uns zunächst an Canna iridiflora Ruiz et Pav.! Das einzige fertile Staubblatt hat nur eine halbe Anthere (Fig. 12 *I*), die andere Hälfte ist petaloid umgebildet und erscheint als großer Flügel, dessen Innenrand gerade ist, während der äußere Rand einen Bogen beschreibt und sich in das Filament verliert. Dessen dem Flügel ent-

sprechende Hälfte ist ebenfalls verbreitert gegenüber der fertilen Hälfte, die deutlich als schmaler Streifen in der Abbildung zu erkennen ist.

Wenn wir dieses Staubblatt mit dem in Fig. 10 *IV* wiedergegebenen, in staminodialer Umbildung begriffenen Staubblatt von Rosa vergleichen, so bemerken wir beinahe vollständige Übereinstimmung. Hier wie dort kam der Flügel zustande durch die petaloide Ausbildung der einen Antherenhälfte. Nur liegen die Verhältnisse hier bei Canna noch viel klarer. Denken wir uns hier überdies auch noch die andere Antherenhälfte zu einem Flügel ausgedehnt, so bekommen wir die Form des Labellums (Fig. 12 *II*). Dieses besteht aus zwei Flügeln, die sich nach hinten verschmälern in den unteren Teil des Labellums, der dem Filament entspricht. Zwischen den Flügeln bemerken wir die schmale und tiefe Ausrandung, die schon an dem fertilen Staubblatt zwischen Theka und Flügel deutlich zu sehen ist, aber erst hier voll zur Geltung gelangt, wo auch die andere Antherenhälfte zum Flügel geworden ist. Man vergleiche auch das in Fig. 12 *III* abgebildete jüngere Stadium des Labellums!

Durch die petaloide Umbildung der Anthere kommt hier also ein Staminodium zustande, das gestaltlich im wesentlichen identisch ist mit dem Petalum etwa von Melandrium rubrum (Fig. 1 *III*). Hier wie dort gewahren wir eine schmale und tiefe Ausrandung zwischen zwei breiten Flügeln, deren Außenrand einen charakteristisch gebogenen Verlauf nimmt und die sich nach unten hin stark verschmälern. Diese Übereinstimmung wirft ein helles Licht auf die Natur der Blumenblattausrandung, die sich als Begleiterscheinung der Umwandlung der Staubblätter in Blumenblätter hier offen dokumentiert.

Während am Labellum von Canna iridiflora die Ausrandung noch voll und ganz erhalten ist, wurde sie an den übrigen Staminodien ganz oder teilweise ausgeglichen. Das erste Staminodium zeigt meist noch eine seichte Ausbuchtung an seinem Ende mit leicht hervortretender Spitze (Fig. 12 *IV*), das zweite hat auch diese verloren, von einer Ausrandung ist nichts mehr zu sehen (Fig. 12 *V*).

Lehrreich ist in dieser Hinsicht das Verhalten von Canna indica L. Die Ausbildung des fertilen Staubblattes stimmt mit der von Canna iridiflora überein. Dagegen hat das Labellum (Fig. 12 *VI*) die Form des ersten Staminodiums von Canna iridiflora, d. h. die Ausrandung beschränkt sich auf eine kleine Ausbuchtung der Spitze. Hier hat also der Ausgleich der Ausrandung schon im Labellum begonnen und ist bei den übrigen Staminodien vollständig zu Ende gediehen. Canna iridiflora zeigt das ursprünglichere Verhalten.

Sehen wir von Canna ab, so ist für alle die angeführten Beispiele von Blumenblättern charakteristisch, daß sie mit sehr schmaler Basis der Achse ansitzen. Es ist dieses Verhalten leicht verständlich aus ihrer Entstehung: sie gehen hervor aus der Verbreiterung des Konnektives; das Filament ist daran nur insoweit beteiligt, als es die Verbreiterung stetig in die schmale Basis, mit der es natürlicherweise der Achse ansitzt, überleitet. Auch in der Gesamtgestalt dieser Blumenblätter spricht sich also ihre Herkunft aus.

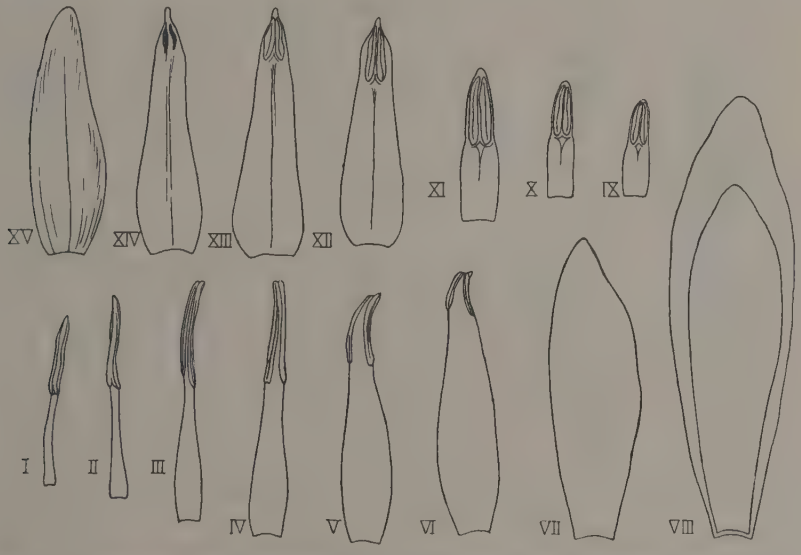


Fig. 13. Übergang der Staubblätter in Blumenblätter bei Nymphaea alba L. (*I* bis *VIII*) und Nymphaea dentata hybrida ht. (*IX—XV*). In *XIV* und *XV* ist die Anthere vollständig zurückgebildet.

Die Blumenblätter können aus den Staubblättern aber auch noch auf eine andere Weise sich bilden, nämlich dadurch, daß nicht das Konnektiv, sondern das Filament sich verbreitert. Dieser Vorgang läßt sich vorzüglich an den Staubblättern der Nymphaeen beobachten, deren Blüten bekanntlich dadurch ausgezeichnet sind, daß in ihnen alle möglichen Zwischenstufen von Staubblättern bis zu Blumenblättern schon normaler weise sich finden. Als Beispiele mögen eine Nymphaea dentata hybrida ht. und Nymphaea alba L. dienen. Bei letzterer haben die innersten Staubblätter ein schmales Filament, an dem eine große Anthere sitzt (Fig. 13 *I*). Weiter außen verbreitert sich das Filament und zwar zuerst an der Basis (Fig. 13 *III* u. *IV*). Von hier schreitet die Verbreiterung nach

oben fort und greift auch auf das Konnektiv über, so daß die beiden Theken auseinanderrücken (Fig. 13 *V* u. *VI*). Sie werden dabei zunehmend kleiner, während das ganze Staubblatt sich streckt. Schließlich sind sie ganz verschwunden: aus dem Staubblatt ist ein Blumenblatt geworden von länglich-zungenförmiger Gestalt, das mit relativ sehr breiter Basis der Achse ansitzt und sich nach oben nicht sehr wesentlich verbreitert, um in ein stumpfes Ende auszulaufen (Fig. 13 *VII* und *VIII*). Während das Staminodium Fig. 13 *VI* an der Basis am breitesten ist, hat sich die Stelle größter Breite mit dem Wegfall der Anthere und der von ihr ausgehenden Hemmung nach oben verschoben. Die in Fig. 13 *X* bis *XV* dargestellte Nymphaea dentata hybrida ht. weicht von Nymphaea alba insoferne schon ab, als hier das Filament von vorn herein flächenförmig und die Anthere intrors angeheftet ist. Die Basis des Staubblattes bleibt hier auch nach dem Verschwinden der Anthere der breiteste Teil des Petalums (Fig. 13 *XIV* und *XV*), wie überhaupt aus diesem Beispiel besonders deutlich hervorgeht, daß das Konnektiv an der Bildung der Blumenblattfläche nur unwesentlich beteiligt ist, diese vielmehr fast vollständig dem Filament überläßt. Infolge davon haben die Petala hier nicht die für die Dikotylen sonst typische Gestalt und auch keine Ausrandung, die wir oben gerade als Begleiterscheinung bei der Bildung der Konnektivflügel erkannt haben.

Fig. 14. Costus speciosus Sm. Fertiles Staubblatt von unten (morphologische Oberseite) und der Seite betrachtet. Die Anthere in der Mitte des petaloid verbreiterten Filamentes ist deutlich zu sehen.

Diese Merkmale haben die Blumenblätter von Nymphaea mit den Perianthblättern der meisten Monokotylen gemein[1]) und es liegt nahe, für diese eine ähnliche Entstehungsweise anzunehmen. Zudem sind ja die Monokotylen an dieser Stelle des Systems den Dikotylen anzuschließen, so daß die Gestalt der Perianthblätter sich ebenfalls zu den

1) Schön läßt sich die Entstehung der Blumenblattfläche aus der Verbreiterung des Filamentes auch bei der Mimosee Neptunia oleracea verfolgen, wo alle Übergänge von fertilen Staubblättern zu Staminodien und Blumenblättern vorkommen. Vgl. Geitler, Lothar, Zur Morphologie der Infloreszenzen und Blüten von Neptunia oleracea, Ber. d. D. Bot. Ges. XLV, 1927, S. 36, woselbst man auch Abb. findet, und Goebel, Karl, Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen, 2. Aufl. Jena 1924, S. 491.

Merkmalen gesellt, welche die Nymphaeaceen mit den Monokotylen verbinden. Aber auch bei den Monokotylen selbst finden sich Fälle, welche für eine solche Entstehung der Perianthblätter entschieden sprechen, z. B. das fertile Staubblatt von Costus (Costus speciosus Sm., Fig. 14). Dieses ist insoferne abweichend gestaltet, als es ein petaloides Organ darstellt und die Theken nicht marginal und terminal stehen, sondern auf die Fläche verschoben sind. Im ganzen liegen ähnliche Verhältnisse vor wie bei den Staubblättern von Nymphaea dentata. Das in Fig. 13 *XII* wiedergegebene, schon in petaloider Umbildung begriffene Staubblatt dieser Art unterscheidet sich von dem Costusstaubblatt im Grunde nur dadurch, daß seine Spitze sich nicht verlängert und petaloid verbreitert hat, auch die Seitenränder schmal bleiben. Aber die Verschiebung der Theken auf die Oberseite des Organs ist hier ebenso vollzogen wie bei vielen Zingiberaceen mit sonst typisch ausgebildeten Staubblättern.

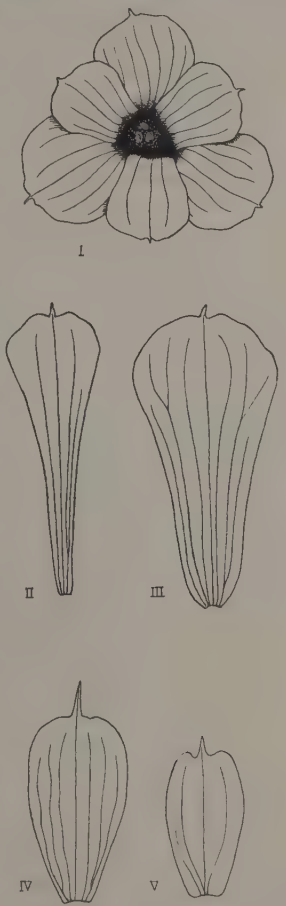


Fig. 15. Sisyrinchium striatum und Bermudiana. *I* S. striatum Blüte total von oben. *II* inneres und *III* äußeres Perigonblatt. *IV* S. Bermudiana äußeres und *V* inneres Perigonblatt. *IV* und *V* nach Glück.

Es gibt indes auch bei den Monokotylen Fälle, wo sich das Konnektiv stärker an der petaloiden Ausdehnung der Staubblätter beteiligt, wo es diese sogar in überwiegendem Maße hervorruft. Ein Beispiel dafür ist Canna; aber auch eine Reihe von Iridaceen gehört hierher, was wir besonders hervorheben, weil die diesbezüglichen Verhältnisse von Glück (1919, S. 270) eine andere Deutung erfahren haben.

Die äußeren Perianthblätter von Sisyrinchium Bermudiana Adans. (Fig. 15 *IV* und *V*) tragen am Ende eine schwach entwickelte Granne. Bei den inneren Perianthblättern jedoch zeigt die Spitze noch eine schwache Dreiteilung, indem zwei vorgewölbte seitliche Läppchen die mediane Granne zwischen sich nehmen. Glück meint nun, diese Spitze könne da stets einer reduzierten Spreite entsprechen, während

die seitlichen Läppchen zwei schwach entwickelten Vaginalstipeln gleichkämen, nimmt also ein ähnliches Verhältnis an wie für die Blumenblätter der Umbelliferen. Indes muß diese Deutung auch hier durch eine näherliegende ersetzt werden, die sich aus dem Vergleich mit den Staminodien von Canna ergibt. Bei Canna iridiflora findet sich in der Ausrandung des ersten Staminodiums mitunter eine deutliche kurze Spitze (Fig. 16); meist ist dieselbe allerdings unscheinbar und etwas seitlich verschoben, wie das in Fig 16 *II* zu sehen ist. Das Ende des Staminodiums weist also hier eine ganz ähnliche Dreiteilung auf, wie sie an den Perianthblättern von Sisyrinchium Bermudiana zu beobachten ist. Wie sie zustande kam, bedarf nach dem oben Gesagten keiner Erklärung mehr. Wichtiger ist, daß ein prinzipieller Unterschied zwischen der Ausbildung dieser Staminodien und der Perianthblätter von Sisyrinchium nicht besteht; namentlich wird das deutlich, wenn man die Perianthblätter von Sisyrinchium striatum Sm. zum Vergleiche heranzieht, die in der

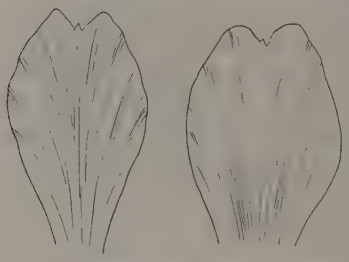


Fig. 16. Canna iridiflora. *II* Erstes Staminodium mit noch erhaltener Spitze in zwei Ausbildungsformen.

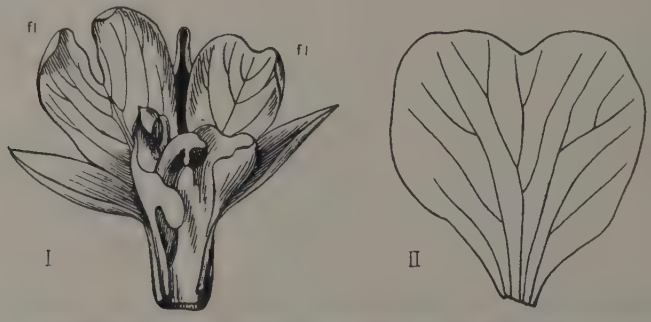


Fig. 17. *I* Blüte von Maranta bicolor, aufgeschnitten. *fl* die als „Flügel" bezeichneten seitlichen Staminodien. *II* Calathea cylindrica, Staminodium. *I* nach Eichler in Engler-Prantl.

Gesamtgestalt, abgesehen von der fast mangelnden Ausrandung, noch mehr mit den Staminodien von Canna übereinstimmen (Fig. 15 *I—III*). Wir kommen also zu dem Schluß, daß auch die Perianthblätter von Sisyrinchium Staminodien darstellen vom gleichen Bau wie die von Canna. Die Granne ist nicht ein Spreitenrudiment, sondern die Spitze des Staubblattes, dessen Konnektiv nach Rückbildung der Theken flügelartig ausgewachsen ist.

Daß auf solche Weise bei den Monokotylen Gestalten zustande kommen können, wie sie für die Petala der Dikotylen typisch sind, zeigt schön das Beispiel zweier Marantaceen, von Maranta bicolor Vell. und Calathea cylindrica K. Schum. (Fig. 17 *I* und *II*). Die beiden großen Staminodien der ersteren haben durchaus die Form eines Dikotylenpetalums; das eine ist tief ausgerandet, wie etwa das Petalum von Epilobium parviflorum Schreb. (Fig. 1 *II*), das andere nur seicht, darin übereinstimmend mit dem Staminodium von Calathea cylindrica (Fig. 17 *II*). An diesem ist auch die Asymmetrie gut zu sehen, wie sie an Blumenblättern überhaupt weit verbreitet ist und an dem in Fig. 1 *VI* abgebildeten Petalum von Potentilla nepalensis Hook., ferner an den Staminodien der Rosa hybrida ht. in Fig. 10 *II* und *III* sehr deutlich in Erscheinung tritt.

Wir kommen somit zu dem Schluß, daß sich die Ausrandung der Blumenblätter sehr wohl aus ihrer Herkunft aus den Staubblättern verstehen läßt. Die Ähnlichkeit mancher Blumenblätter mit spreitenlosen Stipularscheiden ist zufällig und täuscht eine direkte Beziehung zwischen Hochblättern und Blumenblättern nur vor. In Wirklichkeit ist die Ausrandung der Petala eine Begleiterscheinung ihres Ursprunges aus Staubblättern, wie er zuerst von de Candolle erkannt wurde. Es besteht somit keinerlei Veranlassung, die wohlfundierte de Candollesche Auffassung aufzugeben. Sie geht vielmehr gefestigt aus dieser Probe hervor.

Zur Beeinflussung des Wachstums durch gasförmige und flüssige Reizstoffe.

Von **Hanna Schwartz**, München.

(Mit 3 Abbildungen im Text.)

Inhaltsangabe:

1. Die Epinastie der Blattstiele in Gasluft.
2. Die Guttation.
3. Der Spaltöffnungszustand.
4. Das Verhalten der Sproßspitzen von Keimlingspflanzen in Gasluft.
5. Rankenbewegungen.
6. Wurzelkrümmungen.
7. Perldrüsenbildung und Gasluft.
8. Zusammenfassung.

Die ersten Beobachtungen über Abwärtskrümmung von Blattstielen in einer Leuchtgasatmosphäre wurden von Wächter 1905 mitgeteilt, und 1917 durch Doubt bestätigt. In mehreren Abhandlungen haben sich O. Richter, Neljubow und in Amerika Crocker und seine Schüler mit dem Einfluß der Gase auf Wachstum, Heliotropismus und Geotropismus etiolierter Keimpflanzen beschäftigt. Die eigenen Untersuchungen schlossen sich an eine zufällige Wiederentdeckung des von Wächter und Doubt beschriebenen Phänomens an. Das Ziel war, folgende Fragen zu lösen: Reagieren alle Pflanzen auf Leuchtgasluft in derselben Weise? Welche anderen Gase haben den gleichen Einfluß? Wirkt Gasluft auch auf andere, namentlich dorsiventrale Organe ebenso wie auf Blattstiele?

Die erste Frage glaube ich dahin beantworten zu können, daß die epinastische Blattkrümmung in Leuchtgasluft bei allen krautigen Pflanzen auftritt, solange die Blattstiele noch wachstumsfähig sind. Am empfindlichsten erwiesen sich unter den von Januar bis April zur Verfügung stehenden Pflanzen: Lamium purpureum (Fig. 1), Stellaria media, Impatiens Holstii, Torenia Fournieri. Doubt[1]) hat eine starke Beeinflußbarkeit bei

1) In dieser Arbeit finden sich gute Abbildungen vergaster Pflanzen.

Ricinus communis und Lycopersicum esculentum festgestellt. Die holzigen Gewächse antworten, abgesehen von den jüngsten Blättern vielleicht, auf Behandlung mit Leuchtgas mit Laubabwurf. Diese Beobachtung wurde bei Abutilon striatum, Ampelopsis Veitchii und Mimosa pudica gemacht. Auch hierüber finden sich Angaben bei Doubt, wo diese Reaktion jedoch als Wirkung einer größeren Gasmenge aufgefaßt wird, während ich sie eher — da sie nur bei Holzgewächsen auftritt — auf stark geförderte Verkorkung der Zellen an der Blattstielbasis zurückführen möchte, die dann schließlich die Abtrennung der Blätter zur Folge hat. An dem

Fig. 1. Lamium purpureum nach wiederholter Leuchtgasbehandlung.

gegenüber dem Lande verfrühten Laubabfall der Bäume in den Städten mag das schwache Gasgemenge, welches hier die Luft verunreinigt, nicht ohne Schuld sein.

Die zweite Frage stellte die Aufgabe, Art und Anzahl der Gase aufzufinden, welche eine epinastische Krümmung der Blattstiele herbeiführen. Zuerst waren natürlich die Bestandteile des Leuchtgases zu prüfen, von denen meist das Äthylen als wirksamer Faktor angenommen wird. Bei der Untersuchung der einzelnen Gase stellte sich heraus, daß Acetylen, Äthylen und Kohlenoxyd in gleicher Weise wirken. Am stärksten war der Ausschlag bei Zuführung von Kohlenoxydgas. Die erste Pflanze, die mit geringen Mengen dieses Gases behandelt wurde, war nach einer Stunde abgestorben. Dann wurde die Glocke im Freien

abgehoben — um einen Einfluß der Laboratoriumsluft zu vermeiden — und eine zweite Pflanze daruntergestellt; auch diese war am nächsten Tage tot. Erst nach abermaligem Abheben im Freien reagierte eine dritte Pflanze und zwar sehr intensiv. Von anderen Gasen wirkten in geeigneter Konzentration: Äthyläther, Petroläther, Chloroform, Schwefelkohlenstoff, Benzol, Azeton. Am schwierigsten war die Dosierung bei Ammoniak und verschiedenen Säuren. Es konnten hier nur leichte Abwärtsbewegungen der Blätter beobachtet werden, da nur ganz kleine Mengen dieser Stoffe nicht tödlich waren, die Wachstumsanregung jedoch dabei noch kaum einsetzte. Es handelt sich wohl darum, daß diese Stoffe auch noch in ihrer Eigenschaft als Base, Säure oder in anderer spezifischer Weise auf die Pflanzen wirken und so den Tod herbeiführen, bevor eine Wachstumssteigerung sichtbar werden kann. Eine positive Reaktion erzielte ich bei Ammoniak und schwefliger Säure; jedoch waren bei der Behandlung mit Ammoniakdämpfen die Blätter etwas vergilbt, unter dem Einfluß der schwefligen Säure fast völlig gebleicht, dabei aber turgeszent. Bei Ameisensäure und Essigsäure war das Ergebnis nicht sicher. Ebensowenig gelang es bis jetzt bei Formalin, Methyl- und Amylalkohol zu einem deutlichen Resultat zu kommen. Die angewendete Methode war folgende: In ein enges Gläschen, das also eine geringe Verdunstungsfläche hatte, wurde eine so schwache, wässerige Lösung des zu prüfenden Stoffes gegeben, daß der Geruch gerade wahrnehmbar war. Eine schwächere Lösung war ohne Einfluß, eine stärkere schädigend. Das Gläschen setzte ich mit der Versuchspflanze 2—3 Tage unter eine Glasglocke. Nach den Angaben von Wächter wirken außer Leuchtgas und Äther, die nachgeprüft wurden, auch Formamid, Acetonitril und Zigarettenrauch. Was die Gasmenge anbelangt, die dazu notwendig ist, eine Blattstielkrümmung auszulösen, so kann ich nur sagen, daß sie je nach Art des Gases sehr verschieden ist. Von Leuchtgas wurden ca. 175—200 cm^3 auf eine Glasglocke von 7—8 l gegeben. Verdunklung während der Vergasung hob die Einwirkung des Gases nicht auf (Torenia in Leuchtgasluft).

Unwirksam blieb die Zuführung von Stickoxyd, Kohlensäure und Sauerstoff. Auch der Entzug von Sauerstoff durch Pyrogallol in alkalischer Lösung führte bis jetzt keine Wachstumssteigerung der Blattstieloberseite herbei.

Aus der bisher ermittelten Reihe von Gasen läßt sich keine einheitliche Eigenschaft derselben erkennen, welche Veranlassung zu der eigentümlichen Blattbewegung sein könnte. Noch verwirrender wird das Bild dadurch, daß auch ein dreistündiges Warmbad von 35° (untersucht bei drei Impatienspflanzen) die gleiche Erscheinung hervorrief. Ebenso,

wenn auch in geringerem Maße, wirkte ein Bad von Zimmertemperatur in Leitungswasser und in Wasser, welches in Glasgefäßen destilliert worden war. Schwach positiv reagierten die Pflanzen, die einem 1%igen Alkoholbad ausgesetzt waren; ein Zusatz von Schwefelsäure war noch bei 0,175% schädigend. Wasserdampf von 32°—35° hatte keine Wirkung. Pflanzen, welche ich zur Kontrolle einfach umgedreht hatte, da ja die Blattbewegung auch eine geotropische hätte sein können, hatten ihre Blätter nach 4 Stunden noch nicht zurückgeschlagen. Es scheint demnach, daß in erster Linie das Wasser als solches von Einfluß ist, dieser aber noch gesteigert werden kann durch geringe Salzmengen einerseits und die Temperatur andererseits. Aber nicht nur hohe, sondern auch niedere Temperatur kann epinastische Krümmungen herbeiführen. Dies wurde schon mehrfach beobachtet (Goebel, Lidforß), so auch an den von mir zur Untersuchung der Gaseinwirkung viel verwendeten Lamium purpureum und Impatiens Holstii, ferner auch an Homalanthus populneus und Abutilon striatum, die in dem kühlen Vorraum des Gewächshauses an der Außenwand standen. Mechanische Reizung durch Pinseln der Blattstieloberseite mit feinem Sand hatte ebenfalls eine nach 1—2 Tagen einsetzende Abwärtsbewegung zur Folge; ohne Wirkung blieb dagegen das Abziehen der oberen Epidermis.

Zwei Pflanzen von Impatiens Holstii wurden nur mit den Wurzeln, welche jedoch im Topf blieben, in Gasluft gebracht. Die Blätter krümmten sich nicht; es fiel nur auf, daß die Blattoberseite ihren Glanz verlor und eine graugrüne Färbung annahm.

Goebel gibt in den „Entfaltungsbewegungen“ epinastische Krümmungen bei ungenügender Wurzeltätigkeit an, die durch verschiedene Faktoren bedingt sein konnte, wie: schwache Bewurzelung, Krankheit der Wurzeln, Kleinheit des Topfes, Wassermangel, Sauerstoffmangel.

Interessant ist es, mit den oben mitgeteilten Ergebnissen die Aufzählung der verschiedenen Treibverfahren bei Molisch zu vergleichen. Übereinstimmend werden auch hier als wirksam angegeben: Acetylen, Kohlenoxyd, Rauch, Äther, Ammoniak; Warmbad, Injektion von Wasser, Einspritzungen und Bäder von verdünnten Alkohollösungen. Allerdings soll auch sauerstofffreie Luft (N, H, CO_2) einen Anstoß zum Austreiben geben, während es mir bis jetzt nicht gelungen ist, durch Sauerstoffentzug oder reichlichere Zuführung von Kohlensäure einen positiven Ausschlag der Blattstiele zu bekommen.

Auffallend war bei den in Gasluft gehaltenen Pflanzen die starke Guttation, die vielleicht nicht nur durch die feuchte Atmosphäre in der Glasglocke bedingt war; vergleichende Versuche wurden noch nicht an-

gestellt. Die stärkste Guttation, welche jedoch nicht mit einer Abwärtsbewegung der Blätter verbunden war, beobachtete ich beim Einstellen eines Gläschens mit verdünntem Jodalkohol. Die Epidermiszellen der Blattunterseite hatten am nächsten Tage zum Teil gebräunte Zellwände; bei der mikroskopischen Untersuchung erwiesen sich diese Zellwände als abgestorben (Fig. 2). Ein ähnliches Bild, wenn auch in stark abgeschwächtem Maße, bot die Epidermis der Blattunterseite eines Lamium purpureum, das dreimal intermittierend ins Arbeitszimmer gebracht worden war, in dem die geringe Menge ausströmenden Gases hinreichte, die Blätter zur Abwärtsbiegung zu reizen. Es zeigten sich hier bei der Aufsicht an einigen Stellen in Nachbarschaft der Spaltöffnungen zusammengefallene Wände, welche anfangs den Eindruck von Zellwandneubildungen erwecken konnten (Fig. 3). Wahrscheinlich wird durch den großen Verlust an Guttationswasser das Volumen der Zellen derart verringert, daß die Wände der

Fig. 2. Epidermis der Blattunterseite von Impatiens Holstii nach Behandlung mit Joddämpfen. × gebräunte Zellwand.

Fig. 3. Blattstiel von Lamium purpureum (3mal mit Unterbrechung in Laboratoriumsluft). × Zellwandfalten.

betreffenden Zellen einfallen, noch bevor ein Ausgleich stattfinden kann. Jedenfalls ist die Beziehung zu den Spalten keine zufällige. In der Aufsicht gewellt aussehende Zellwände beobachtete ich auch auf der Sproßachse von Helianthus annuus-Keimpflanzen, welche in Leuchtgasluft gehalten worden waren; auch hier waren die abweichenden Wände häufiger in der Nähe der wenigen Spaltöffnungen. Sehr starke Guttation mit ausgesprochener Blattkrümmung fiel auch bei einem Lamium purpureum in CO-Luft auf; der Zustand der Zellwände wurde hier nicht untersucht.

Weitere Fragen, welche gelöst werden sollten, waren diese: Ist die Krümmung eine Variationsbewegung oder nicht? Beruht sie auf stärkerem Wachstum der Oberseite oder auf einem Zusammenziehen der Unterseite?

Ober- und Unterseite der Blattstiele von Lamium purpureum versah ich mit Tuschepunkten, deren Abstand nach der Krümmung kontrolliert

wurde. Das Resultat war kein befriedigendes, besonders wohl, weil die Versuchspflanze hierzu recht ungeeignet war. Weiterhin fixierte ich Blattstiele vor, während und nach der Krümmung und machte Längsschnitte, welche mit Methylgrün gefärbt wurden. Es konnte weder Kernteilung, noch Neubildung von Zellwänden festgestellt werden. Unter der zweischichtigen Epidermis befinden sich in bestimmter Lage zu den Gefäßbündeln Lufträume, welche in der Längsrichtung des Blattstiels verlaufen. Die Zellschichten unter dem unteren, in der Mitte befindlichen Luftraum waren nach vollzogener Krümmung etwas in Querfalten zusammengedrückt. Es handelt sich also wahrscheinlich um Krümmungen, die dadurch zustande kommen, daß die Zellen der oberen Hälfte des Blattstiels, häufig auch die der Spreite (Tradescantia), in die Länge wachsen, während die Unterseite passiv zusammengedrückt werden kann. Die Geradestreckung, nachdem der Reiz aufgehört hat, beruht dann auf dem Bestreben, das Gleichgewicht wieder herzustellen. Über das Schwanken der osmotischen Werte soll weiter unten berichtet werden. Dafür, daß es sich wirklich um eine Wachstums- und keine Variationsbewegung handelt, scheint mir auch der Umstand zu sprechen, daß eine längere Einwirkung des Reizes (ca. 3 Stunden) notwendig ist. Vielleicht sind auch die beiden Bewegungen nichts grundsätzlich Verschiedenes, wie ja auch daraus zu erkennen ist, daß Änderungen des osmotischen Wertes festgestellt werden konnten.

Im Anschluß an eine Bemerkung Stahls, der das Abwärtsbiegen der Blätter von Keimlingen (Urtica pilulifera) mit dem Schließen der Spaltöffnungen in Zusammenhang bringt, wurde der Öffnungszustand derselben berücksichtigt. Da er sich unabhängig vom Vorhandensein eines Gases erwies, dagegen in Zusammenhang mit der Feuchtigkeit zu stehen schien, variierte ich diese durch Anwendung verschiedener Kochsalzlösungen. Am Deckel hoher Petrischalen befestigte ich Bastschlingen mit Paraffin, in welche ich Sproßenden einer Callisia repens legte. Unten wurde eine Kochsalzlösung von bestimmter Konzentration eingefüllt. Nach 2 Tagen stellte ich den Grad der Öffnung makroskopisch mit 96% igem Alkohol fest. Das Ergebnis war folgendes:

1.	Kochsalzlösung gesättigt:	Spalten geschlossen
2.	„ 10%:	etwas geöffnet
3.	„ 5%:	mehr geöffnet als bei 2.
4.	„ 2,5%:	mehr geöffnet als bei 3., annähernd gleich.
5.	„ 1,75%:	
6.	Destilliertes Wasser:	

Als Nebenresultat ergab sich bei Wiederholung des Versuches in Bezug auf die Bewurzelung nach 4 Tagen:

1.	Kochsalzlösung gesättigt:	keine Wurzeln
2.	„ 10%:	„ „
3.	„ 5%:	„ „
4.	„ 2,5%:	eine kleine Wurzel
5.	„ 1,75%:	5 Wurzeln
6.	Destilliertes Wasser:	8 Wurzeln.

Auch die Bildung und Auflösung der Stärke zeigte keine Beziehung zu der Vergasung.

Die Bestimmung der Werte für Grenzplasmolyse wurden mit Rohrzuckerlösungen ausgeführt, die so abgestuft waren, daß jede folgende $^1/_4$% mehr Rohrzucker enthielt als die vorangehende. Ich ging dabei von einer 25%igen Mutterlösung aus; das Wasser hatte ich in Glasgefäßen destilliert. Die ersten Untersuchungen wurden mit Blattstielen von Stellaria media angestellt, und zwar nachdem die Krümmung vollzogen war. Es zeigte sich, daß zwischen den Epidermiszellen der Ober- und Unterseite kein Unterschied vorhanden war, zur Plasmolysierung der inneren Gewebszellen war jedoch eine um $^3/_4$—1% Rohrzucker stärkere Lösung notwendig. Zu den folgenden Untersuchungen verwendete ich Impatiens Holstii, da die Blattstiele größer und unbehaart sind. Außerdem ist die Oberseite von der Unterseite durch das Vorhandensein von Anthozyan führenden Zellen in der unteren Epidermisschicht unter dem Mikroskop leicht zu unterscheiden, so daß eine Verwechslung nicht vorkommen kann. Die einzelnen Versuchsreihen, bei denen die Mutterlösung neu hergestellt werden mußte, sowie andere Pflanzen zur Verwendung kamen, die sich naturgemäß infolge der stets schwankenden Temperatur- und Lichtverhältnisse in einem anderen Zustand befanden, zeigten untereinander Abweichungen. Ich schaltete sie bei der Gesamtdarstellung dadurch aus, daß ich nur die Differenzen angab.

Für vier Blätter von nicht behandelten Pflanzen ergaben sich stets die gleichen Werte für Ober- und Unterseite; dagegen war ein Unterschied zwischen alten und jungen Blättern vorhanden, wie aus nachfolgenden Zahlen hervorgeht. Die Zahl 6 ist die Bezeichnung der zur Plasmolysierung notwendigen Lösung, die sich aus 6 Teilen der 25%igen Mutterlösung und 4 Teilen destillierten Wassers zusammensetzte; 6,1 bedeutet dann eine um $^1/_4$% höhere Konzentration.

Nicht behandelte Blätter:

Unterseite	Oberseite	Unterschied		
6	6	0		
6	6	0	altes Blatt	derselben Pflanze
6,1	6,1	0	mittleres Blatt	
6,3/6,4	6,3/6,4	0	ganz junges Blatt	

Ebensowenig konnte ich Unterschiede im osmotischen Werte der Epidermiszellen von Pflanzen, deren Behandlung am Tage vorher eingesetzt hatte, feststellen. Dabei war es gleichgültig, ob die Krümmung ausgeglichen war, oder die Blätter sie noch deshalb beibehalten hatten, weil sie geringen Gasmengen im Laboratorium ausgesetzt geblieben waren. Die ermittelten Werte sind folgende:

Unterseite	Oberseite	Unterschied	Behandlung
6	6	0	Warmbad 36°
6,1	6,1	0	Leuchtgasluft
6,2	6,2	0	„
6	6	0	„
6	6	0	„
5,9	5,9	0	1%iges Alkoholbad

Da das Alter der Blätter bei der Bestimmung des osmotischen Wertes eine solche Rolle spielt, konnte nur der Unterschied zwischen Ober- und Unterseite desselben Blattes verwertet und mit dem eines anderen Blattes verglichen werden. In drei Versuchsreihen mit je 2—3 Pflanzen, welche ich mit Leuchtgasluft behandelte, gewann ich nachstehend angegebene Zahlen. Bei der II. und III. Reihe wurde jedesmal bei Entnahme von Blättern etwas Leuchtgas unter die Glasglocke gebracht, um den durch das Abheben bedingten Verlust wieder auszugleichen. Die Krümmung war daher in der ersten Reihe schwächer und vollzog sich langsamer, als bei den beiden übrigen. Die Unterschiedszahl $-1/4$ z. B. bedeutet, daß die Epidermiszellen der Unterseite sich bei einer Lösung plasmolysierten, die um $1/4\%$ weniger Rohr

zucker enthielt als diejenige, auf welche die Zellen der Oberseite reagierten. Sind zwei Zahlen angegeben, so war der Unterschied bei den zu gleicher Zeit untersuchten Blättern ein verschiedener.

I. Reihe		II. Reihe		III. Reihe	
Stunden nach Versuchsbeginn	Unterschied	Stunden nach Versuchsbeginn	Unterschied	Stunden nach Versuchsbeginn	Unterschied
1½	− ¼	1	− ¼	1½	− ½, − ¾
2½	− ¼, − ½	2	− ½	3½	− ¼, − ½
4	− ¾	3½*	0	4½*	0
5½	− ½	4¼	+ ¼	6	0
6½	+ ¼	4¾	0		
		5¾	0, + ¼		

* Krümmung deutlich zu sehen.

Wenn auch das Bild nach den noch ungenügenden Untersuchungen kein klares sein kann, so läßt sich doch danach mit Bestimmtheit sagen, daß vor und während der Bewegung sich das Gleichgewicht in der Wasserverteilung verschiebt. Wahrscheinlich treten auch ähnliche Erscheinungen bei der Rückbewegung auf, doch wurden diese nicht weiter untersucht. Wie die osmotischen Werte für junge, also wachsende Blätter höher sind als für alte, die ihr Wachstum schon eingestellt haben, so scheint es mir auch verständlich, daß sich für die wachsende Oberseite höhere osmotische Werte ergeben als für die Unterseite. Ist das Wachstum beendet, so ist der Ausgleich wieder vollzogen.

Erwähnt sei noch eine Stichprobe von einer 3 Stunden mit Warmbad behandelten Pflanze. Nach 4 Stunden war die Krümmung deutlich zu sehen; nach 6 Stunden war zur Plasmolysierung der Epidermiszellen der Unterseite eine um ¼—½% stärkere Rohrzuckerlösung nötig als für die Oberseite.

Leider konnte nicht mehr untersucht werden, inwieweit auch die feuchte Luft unter der Glasglocke, die ich bei der Vergasung notwendigerweise anwenden mußte, einen Einfluß auf die Wasserbewegung in den Blattstielen ausübt.

Eine Krümmung der Sproßachse in Leuchtgasluft beobachtete Richter bei Pisum und bezeichnete sie als „horizontale Nutation“,

eine Erscheinung, welche jungen Keimpflanzen eigen sei. Dasselbe konnte ich bei Phaseolus feststellen; bei anderen dikotylen Keimpflanzen jedoch, wie Helianthus annuus, Sinapis alba, Brassica oleracea, trat keine Krümmung der Sproßspitze ein. Vielleicht ist eben doch eine gewisse Dorsiventralität im Bau der Pflanze notwendig, um sie zu einer Horizontalbewegung zu veranlassen, wenn sie einem Gasreiz ausgesetzt wird. Es wären daraufhin vor allem Keimlinge von windenden Pflanzen zu untersuchen. Die in Gasluft eintretende Verdickung der Sproßachse, welche bis zum Platzen führen kann, war bei Phaseolus und Helianthus deutlich. Bei Phaseolus verschwindet das Anthocyan an der verdickten Stelle, die Spaltöffnungen werden, wahrscheinlich nur durch den Einfluß der feuchten Luft unter der Glasglocke, etwas emporgehoben. Bei Helianthus sahen die Epidermiszellwände der Sproßachse zum Teil etwas gewellt aus, namentlich in der Nähe der Spaltöffnungen.

Bei etwas älteren Pflanzen von Phaseolus wurde versucht, durch einseitiges Bestreichen der Sproßspitze mit schwachen Lösungen von Jodtinktur und Natriumbromid Krümmungen in bestimmter Richtung zu erzielen. Die Ergebnisse waren hier jedoch nicht so einwandfrei, als bei späteren Untersuchungen an Wurzeln, da die windenden Sprosse jederzeit auch autonome Bewegungen ausführen.

Es wäre denkbar, daß man Rhizome in Gasluft längere Zeit bei transversalem Wuchs halten könnte, als es normal der Fall wäre. Die Versuchszeit (Mitte Januar bis Ende März), sowie die kurze Dauer derselben waren jedoch zu ungünstig, um Resultate erzielen zu können.

Von dem Gedanken ausgehend, daß die Blattstielkrümmung in Gasluft nichts spezifisches darstellt, sondern einfach auf einer Wachstumsanregung beruht, die bei einem dorsiventralen Organ deutlich sichtbar wird, wurden auch Ranken in verschiedener Weise dem Einfluß von Leuchtgasluft ausgesetzt. Am besten wirkt ganz langsames Ausströmen von Gasluft, wie überhaupt die Zeitdauer bei den Vergasungsversuchen von großer Bedeutung ist, was natürlich im ungeschlossenen Raum Schwierigkeiten macht. Am einfachsten ist es, die gestreckte Ranke einer im Topf gezogenen Pflanze über einen Bunsenbrenner zu bringen, der ein wenig geöffnet ist. Erschütterung und Berührung müssen jedoch dabei vermieden werden. Einwandfreier sind die Versuche, welche ohne Erschütterung ausgeführt werden konnten. Ich füllte einen hohen Glaszylinder unter Wasser mit Leuchtgas und versah ihn mit doppelt durchbohrtem Gummistopfen. Durch Einblasen von Luft in eine Öffnung strömte aus der anderen mit einem ausgezogenen Glasrohr versehenen Öffnung das Gas langsam aus. Auf diese Weise wurde bei einer Ranke von

dem sonst schwer reagierenden Vitis Voineriana eine Krümmung erzielt, die sich am nächsten Tage wieder ausgeglichen hatte. Die Versuche mit Schwefelkohlenstoff- und Äthervergasung konnten ebenfalls ohne Berühren der Pflanzen direkt im Gewächshaus ausgeführt werden. Schwefelkohlenstoff wirkte bei Vitis Voineriana und Vitis cactiformis nicht, sondern nur bei den empfindlicheren Ranken einer Passiflora spec. und von Tacsonia van Volxemi. Ätherdämpfe wurden bei sechs Ranken angewendet; fünf davon reagierten (Versuchspflanzen: Passiflora, Tacsonia, Bryonia), eine nicht (Vitis velutina). Nach Correns werden die Ranken auch durch Ammoniakdämpfe veranlaßt sich zu krümmen. Derselbe Forscher war es auch, der die Beeinflussung des Rankenwachstums durch Jodlösungen feststellte. Diese Erfahrung wurde dahin erweitert, daß auch wässerige Lösungen anderer Salze in derselben Weise wirken, und zwar wurden mit Erfolg verwendet: Natriumbromid, Kalziumfluorid und Mangansulfat. Als positiv wurde, wie es Correns getan, die Reaktion dann angesehen, wenn die Ranken nach erfolgter Krümmung sich wieder geradestreckten, eine autonome Bewegung also ausgeschlossen war.

Eine Ranke muß ein bestimmtes Alter erreicht haben, bevor sie für diese Versuche geeignet ist. Dieses Alter liegt an der Grenze der Streckungs- und der Einrollungsperiode. Hat die Ranke sich schon zu weit dem zweiten Abschnitt genähert, so ist eine Geradestreckung nach der Reizkrümmung nicht mehr möglich. Eine Seite, und zwar die Oberseite, hat offenbar eine länger andauernde Wachstumsfähigkeit in sich, die sich dann allein geltend macht; außerdem ist diese Wachstumsfähigkeit noch dadurch ausgezeichnet, daß sie auf einen Reiz schneller antwortet. Das bedeutet jedoch nicht, daß sie stärker ist als die der Unterseite, denn wir sehen, auf die erste Reizbewegung folgend, ein oft sehr auffallendes Ausrollen und Aufwärtsschlagen der Ranke. Dasselbe ist ja bekannt für Ranken, die einem Berührungsreiz ausgesetzt wurden. Als Nachwirkung konnte beim Behandeln mit Salzlösungen oft noch eine über das gewöhnliche Maß hinausgehende Nutation der Ranke beobachtet werden. Es wurde nicht untersucht, ob es auch bei den vergasten Blättern nach der Abwärtskrümmung zu einer Aufwärtsbewegung über die Normalstellung hinaus kommt.

Nach einer Arbeit von Harvey und Rose sollen sich Wurzeln von Vicia Faba in Leuchtgasluft ebenfalls krümmen. Die Versuche, die mit derselben Pflanze und Helianthus annuus unter denselben Bedingungen, nämlich in feuchter Luft, ausgeführt wurden, zeigten, daß die Wurzeln sich in gleicher Weise nach oben oder nach der Seite hin krümmen, ob sie sich nun in Gasluft befinden oder nicht. In Erde konnte ich bei

Einleiten von Gasluft in einen Sachsschen Wurzelkasten keine Krümmungen beobachten. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß in den sich ablösenden Wurzelhaubenzellen bei Kultur in feuchter Luft noch Stärke enthalten war, während sie in Wasser und Erde vorher abgebaut wird. Weiterhin fiel auf, daß bei den in Gasluft gezogenen Wurzeln zum Teil eine große Anzahl von bohnenförmigen Haubenzellen war. Bei Zugabe von 1—2 Tropfen 96%igem Alkohol, sowie nach längerem Liegen in Glyzerin, glich sich diese Krümmung aus, das bedeutet, daß sie wohl an das lebende Protoplasma gebunden ist. Der Kern lag häufiger der konkaven als der konvexen Seite an. Ob diese Erscheinungen wirklich von kennzeichnender Bedeutung sind oder nur zufällige waren, müssen umfangreichere Versuche zeigen.

Von in Wasser gelösten Reizstoffen waren bei einseitigem Bestreichen wirksam: Ammoniumjodid, Kaliumjodat, Jodjodkali, Kaliumbromid, Eosin, Natriumfluorid, Mangansulfat und Magnesiumkarbonat. Die Methode, welche ich anwendete, war folgende: In einen Kolben füllte ich etwas Wasser, um möglichst feuchte Luft während des Versuches zu haben, und steckte dann die Wurzel durch einen Pappring, der dem Kolbenhals auflag. Vorher bestrich ich die Wurzel unten auf einer Seite ganz leicht mit einem Wattebausch, der mit der zu prüfenden Flüssigkeit getränkt war. Hatte ich die Wurzel dann in den Kolben hineingesetzt, so skizzierte ich sie so schnell als möglich unter Schließen eines Auges mit einem Glasstift auf der Außenwand des Kolbens. Die Bewegung läßt sich dann einigermaßen ablesen, indem man immer den oberen nicht bestrichenen Teil der Wurzel mit dem Strich auf der Kolbenwand in Deckung bringt. Die Reaktion äußert sich wie folgt: Die erste Phase besteht in einer sofort einsetzenden Krümmung nach der Seite hin, welche bestrichen wurde. Die zweite Phase, welche etwa $\frac{1}{4}$— $\frac{1}{2}$ Stunde später beginnt, stellt eine Rückbewegung dar, welche über die Anfangsstellung hinaus nach der anderen Seite geht. Entfernt man die wachsende Zone, so kann man nur eine Bewegung wahrnehmen, welche der ersten Phase entspricht; eine Rückkrümmung konnte ich nicht beobachten, was etwas überraschend war. Bei langen (20—25 cm) Wurzeln kam nur die erste Krümmung und ein $\pm$ vollkommenes Zurückgehen in die Ausgangsstellung zustande, ein Verhalten, das auch verdeutlicht, daß wir die zweite Phase als Wachstumskrümmung ansprechen müssen, während die erste vielleicht mit einer rein physikalischen Wirkung auf das Plasma zusammenhängt. Beide Bewegungen schienen mir in der Stärke des Ausschlags abhängig von der Menge des im Wasser gelösten Salzes, so daß die Wurzel auf eine höhere Konzentration auch mit

einer intensiveren Reaktion antwortete. Man könnte auch an den Berührungsreiz denken, welcher die erste Krümmung nach sich zieht; es sei an die Versuche von Sachs erinnert, welcher Krümmungen nach der gereizten Seite hin beobachtete. Versuche darüber stehen noch aus.

Als Versuchspflanzen dienten Vicia Faba und Helianthus annuus. Bei ganz jungen Wurzeln von Vicia Faba war eine allgemeine Streckung des Organs oft deutlicher als die Krümmung. Es scheinen somit ähnliche Verhältnisse vorzuliegen wie bei den Ranken, bei denen ein Reiz im jungen Zustand mehr eine allseitige Wachstumsanregung zur Folge hat. Vielleicht wird in jungen Organen der Reiz schneller geleitet, so daß die Gegenbewegung, welche bestrebt ist, das Gleichgewicht wieder herzustellen, früher einsetzt. Dadurch, daß nun die konkave Seite auch anfängt, ihr Wachstum zu beschleunigen, wird eine allgemeine Streckung erzielt.

Auf den Blättern von Impatienspflanzen, deren Wurzeln Leuchtgasluft ausgesetzt waren, bemerkte ich kleine Körper, die Ähnlichkeit mit den Perldrüsen der Ampelideen hatten. Diese Beobachtung brachte mich auf den Gedanken, ob sich vielleicht die Bildung von Perldrüsen durch Gaslufteinwirkung verstärken läßt. Da noch keine Ampelidee ausgetrieben hatte, wurden Sprosse von Ampelopsis Veitchii im Arbeitszimmer, in dem andere Pflanzen durch Abwärtsschlagen der Blätter geringe Gasmengen angezeigt hatten, zum Austreiben gebracht. Am 10. März trug ein Blatt mit der Spreitenlänge 2,1 cm 15 Perldrüsen, ein anderes von 1,9 cm 14. 6 Tage später hatte sich die Zahl pro Blatt auf 20—30 Perldrüsen erhöht. Nachdem die Sprosse ins Gewächshaus gebracht worden waren, vergrößerten sich die Blätter schnell, sämtliche Perldrüsen wurden abgestoßen und keine neuen gebildet, ebensowenig auf den dort getriebenen. Danach brachte ich die Zweige wieder unter eine feuchte Glasglocke mit etwas Leuchtgas. Nach einiger Zeit hatten sich wieder Perldrüsen an den Blättern entwickelt. Leider wurden die Blätter, wie wohl bei allen holzigen Gewächsen, unter dem Einfluß der Gasluft schließlich abgestoßen. Jedenfalls scheint es mir nach diesen kleinen Voruntersuchungen nicht ausgeschlossen, daß die Perldrüsenbildung durch Gasluft gefördert wird. Vergleicht man die Versuche von Walter, der die Förderung lediglich dem Einfluß der Trockenheit zuschrieb, so kann man leicht ersehen, daß dieser Faktor dabei nicht ausgeschaltet war. Die Räume, in denen sich die Perldrüsenentwicklung steigerte, waren ein Heizraum für die Gewächshäuser, ein Laboratorium und ein Arbeitszimmer. Es könnte hier eine ähnliche Förderung der Exkretion vorliegen, wie es bei den Impatienspflanzen,

die in verunreinigte Luft gebracht wurden, der Fall zu sein schien (vgl. oben!). Stahl hat für stärker wachsende Pflanzen eine intensivere Guttation nachgewiesen, so könnte auch eine Wachstumssteigerung, wie sie durch die gasförmigen Reizstoffe gegeben ist, sich in dieser Hinsicht auswirken.

Der Versuch, durch Bestreichen mit verdünnten Lösungen (Eosin, alkoholische Jodlösung), wie ich sie für Ranken und Wurzeln anwendete, die Blattstiele zur Abwärtskrümmung zu bringen, scheiterte vorläufig. Es hängt dies wohl damit zusammen, daß für die Blattstiele eine längere Einwirkungsdauer notwendig ist, die durch andauerndes Bestreichen, das sich mindestens über 3 Stunden erstrecken muß, vielleicht erreicht werden kann. Auch das Auftragen von Gelatine, welche geringe Mengen eines Reizstoffes enthält, käme in Betracht; oder man könnte auch Fließpapierstreifen über die Blattstiele legen, welche in eine stark verdünnte Lösung eingetaucht werden. Weiterhin könnte vielleicht auch das Gießen der Wurzeln mit solchen Lösungen von Erfolg sein. Nebenbei sei noch erwähnt, daß bei Phaseoluskeimlingen, an denen einige Versuche in dieser Richtung ausgeführt wurden, stets der Blattstiel eine steilere Stellung zeigt, in dessen Achsel die geförderte Sproßanlage sitzt, falls überhaupt ein Unterschied in den beiden Anlagen besteht.

Die Untersuchungen wurden im pflanzenphysiologischen Institut der Universität München ausgeführt. Herrn Geheimrat Prof. Dr. v. Goebel möchte ich für Überlassung eines Arbeitsplatzes sowie für die reiche Anregung meinen besten Dank sagen.

Zusammenfassung.

1. Der Einfluß von Leuchtgas und Äther, der sich in einer epinastischen Krümmung der Blattstiele ausdrückt, wurde bestätigt.
2. Die Bestandteile des Leuchtgases, Acetylen, Äthylen und Kohlenoxyd, wirken in gleicher Weise, am stärksten CO.
3. Die Wirkung der erwähnten Gase ist keine spezifische, sondern konnte auch für folgende andere Stoffe nachgewiesen werden: Chloroform, Schwefelkohlenstoff, Benzol, Petroläther, Azeton; ferner auch für schweflige Säure und Ammoniak. Keine deutlichen Ergebnisse lieferte die Behandlung mit Ameisen- und Essigsäure, Formalin, Methyl- und Amylalkohol. Keine Krümmung zeigte sich bisher bei Zuführung und Entzug von Sauerstoff, sowie beim Einbringen der Pflanzen in NO_2-haltige und mit Kohlensäure angereicherte Luft.

4. In gleichem Sinne wie der Einfluß der gasförmigen Reizstoffe, gestaltete sich derjenige eines Warmbades (Leitungswasser) von 35°, eines Alkoholbades von 1% und in schwächerem Maße eines Bades in kaltem Leitungswasser. Auch in warmem und kaltem destillierten Wasser war eine geringe Krümmung bemerkbar.
5. Ebenso hatte mechanische Reizung Erfolg.
6. Die Guttation schien in verunreinigter Luft verstärkt, am auffallendsten bei Anwesenheit von CO. Dasselbe war zu beobachten bei Verdunstung von verdünnter Jodtinktur, ohne daß eine Blattstielkrümmung hier eintrat. Die Zellwände der Blattunterseite waren bei den Pflanzen in Jodluft stark geschädigt.
7. Die Abwärtskrümmung der Blätter beruht wahrscheinlich auf Wachstum der Zellen der Blattstieloberseite; die Zellschichten der Blattstielunterseite waren in der Mitte, abgesehen von der Epidermis, bei Lamium purpureum etwas gefaltet.
8. Der Spaltöffnungszustand ist nicht abhängig von der Gasluft, sondern richtet sich lediglich nach der relativen Dampfspannung der umgebenden Luft.
9. Die Untersuchungen an Epidermiszellen von Ober- und Unterseite des Blattstiels bei Leuchtgasbehandlung unter einer Glasglocke zeigten, daß die osmotischen Werte beider Seiten auseinandergehen und wieder ins Gleichgewicht kommen. Blieben die Blätter wegen Fortdauer des Reizes bis zum nächsten Tag gekrümmt, so war trotzdem kein Unterschied in den osmotischen Werten beider Seiten festzustellen, ebensowenig bei den gar nicht behandelten Blättern.
10. Eine Krümmung der Sproßspitze von Keimpflanzen in Leuchtgasluft fand sich bei Phaseolus, nicht aber bei Helianthus annuus, Sinapis alba, Brassica oleracea. Die teilweise Verdickung der Sproßachse beobachtete ich bei Phaseolus und Helianthus annuus.
11. Auch Ranken konnten durch Vergasung zu Krümmungen angeregt werden (Leuchtgas, Schwefelkohlenstoff, Äther); ebenso durch Betropfen mit verdünnten Salzlösungen (NaBr, CaF_2. NaF, $MnSO_4$). In welchem Maße sich eine Ranke auf einen Reiz hin krümmt, und ob diese Krümmung wieder ausgeglichen wird oder nicht, hängt von ihrem Alter ab. Je mehr sie sich

der autonomen Einrollung nähert, desto leichter wird sie zu einer Krümmung geneigt sein. Ist auch die der wachsenden gegenüberliegende Seite noch streckungsfähig, so gleicht sich die Krümmung wieder aus, nachdem der Reiz ausgeklungen ist. Bei dieser Rückbewegung wurde mehrmals ein über die Anfangsstellung hinausgehendes Aufwärtsschlagen der Ranke beobachtet.

12. Die Krümmung der Wurzeln von Vicia Faba in Leuchtgas, welche Harvey und Rose festgestellt haben, beruht nicht auf der Vergasung, sondern auf der Feuchtluftkultur, welche angewendet wurde; das gleiche Verhalten fand ich auch bei Helianthus annuus. In Erde konnte ich bei Einleiten von Leuchtgas keine Krümmungen bemerken. Bei mikroskopischer Untersuchung (Vicia Faba) fand sich bei Feuchtluftkultur noch Stärke in den gerade abgestoßenen Haubenzellen, während bei den in Erde und Wasser wachsenden Wurzeln keine mehr gefunden werden konnte. In Leuchtgasluft schien eine auffallend große Anzahl von Haubenzellen bohnenförmig gekrümmt zu sein. Die Geradestreckung erfolgte sofort nach Zusatz von 1—2 Tropfen 96%igem Alkohol, nach längerer Zeit beim Einlegen in Glyzerin.
13. Von in Wasser gelösten Reizstoffen waren bei einseitigem Bestreichen der Wurzeln mit einem Wattebausch wirksam: NH_4J, KJO_3; Jodjodkali, KBr, Eosin, $MnSO_4$ und $MgCO_3$. Die Bewegung setzt sich aus zwei Phasen zusammen: Die erste besteht in einer sofort nach der Reizung beginnenden Krümmung nach der Seite hin, welche gereizt wurde; die zweite ist eine Rückkrümmung, welche sich über die Ausgangsstellung hinaus fortsetzt. Alte Wurzeln und solche ohne wachsende Zone führen nur die erste Bewegung vollkommen aus. Ob diese erste Bewegung auf physikalischer Wirksamkeit des Reizmittels beruht, oder auf Berührungsreiz zurückzuführen sein könnte, wurde nicht weiter verfolgt. Die Versuche wurden mit Hauptwurzeln von Vicia Faba und Helianthus annuus ausgeführt.
14. Es ist möglich, daß die Zunahme der Perldrüsenbildung mit dem Wachsen in verunreinigter Luft in Zusammenhang steht.

Die Pflanzen antworten also auf die verschiedensten gasförmigen und flüssigen Reizstoffe mit einer Wachstumsbeschleunigung, die bei dorsiventralen Organen oder bei einseitiger Reizung eines radiären Pflanzenteils durch Krümmungen sichtbar wird.

Literatur.

Correns, Zur Physiologie der Ranken. Bot. Ztg. 1896, 54, S. 1.

Doubt, The response of plants to illuminating gaz. Botanical Gazette 1917, S. 209.

Goebel, Entfaltungsbewegungen. II. Aufl. 1924, S. 218.

Harvey and Rose, The effects of illuminating gaz on root systems. Botanical Gazette 1915, 60, S. 27.

Lidforss, Über den Geotropismus einiger Frühjahrspflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, S. 343.

Molisch, Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei (1920).

Neljubow, Beih. z. Botan. Centralbl. 1901, 10, S. 128.

Richter, O., Über den Einfluß verunreinigter Luft auf Heliotropismus und Geotropismus. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss., Bd. XV, Abt. I, März 1906.

—, Beispiele außerordentlicher Empfindlichkeit der Pflanzen. Naturwissenschaftl. Umschau, Nr. 1; Beilage der Chemiker-Ztg. 1913.

Sachs, Das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeiten des Botanischen Institutes in Würzburg, Bd. I, S. 385.

Stahl, Zur Physiologie und Biologie der Exkrete. Flora 1920, S. 37.

Wächter, Chemonastische Bewegungen der Blätter von Callisia repens. Ber. d. d. Bot. Ges. 1905, 23, S. 379.

Walter, Über Perldrüsenbildung bei Ampelideen. Flora 1921, 14 N. F., S. 187.

Zur Frage der Bodenstetigkeit alpiner Pflanzen

unter besonderer Berücksichtigung des Aziditäts- und Konkurrenzfaktors.

Von **L. Zollitsch**.

(Mit 3 Abbildungen im Text.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Methodisches zur Bestimmung der Bodenreaktion	93
Bisherige Beobachtungen über die Bodenstetigkeit alpiner Pflanzen	102
Terminologie	106
Bodenreaktion und bodenstete Vegetation der untersuchten Böden	108
Vorkommen alpiner bodensteter Pflanzen	113
Die Bedeutung des Konkurrenzfaktors für das Vorkommen bodensteter Pflanzen	129
Keim- und Kulturversuche mit bodensteten Pflanzen	136
Zusammenfassung	146
Literaturverzeichnis	154

Methodisches zur Bestimmung der Bodenreaktion.

Die Methodik der Messung wurde hauptsächlich im Anschluß an Arrhenius[3]) ausgearbeitet. Angewandt wurden die von Clark und Lubs eingeführten Indikatoren, der Barnett-Bjerrumsche Doppelkeil und der Komparator nach Arrhenius[3]).

Da nur von wenigen Autoren über die mit dieser Meßmethodik erreichbare Exaktheit Beobachtungen gesammelt wurden, konnte sie nicht ohne weiteres als etwas Gegebenes hingenommen werden. Die Indikatoren mußten deshalb zunächst auf ihre Anwendbarkeit geprüft werden, um in ihnen liegende etwaige Fehlerquellen von vornherein ausschalten zu können.

Eine Prüfung der von Firma Merck beziehbaren Indikatoren lag bereits von Ramann und Sallinger[73]) vor. Die selbst hergestellten Lösungen aus den von Merck bezogenen Indikatoren zeigten bei einer Kontrolle mit Indikatoren, welche von Sallinger geprüft waren, im allgemeinen Übereinstimmung mit diesen. Jedesmal gleichgerichtete Abweichungen von 0,1—0,35 pH-Einheiten traten nur bei Prüfung

einer nach Vorschrift von Arrhenius hergestellten Methylrotlösung auf. Es soll ausdrücklich darauf hingewiesen werden, daß diese Abweichungen nur mit Bodenlösungen, nicht aber bei Anwendung von Phosphat-Puffergemischen beobachtet werden konnten. Kontrollmessungen von Bodenlösungen, deren pH-Werte sowohl mit Methylrot (Umschlagspunkt pH 5,1) als auch mit Bromkresolpurpur (Umschlagspunkt pH 6,3) ermittelt wurden, ergaben übereinstimmende Resultate, wenn eine Methylrotlösung mit Alkohol und Natronlauge angewandt wurden, jedoch um 0,25 bis 0,33 pH-Einheiten verschiedene Werte bei Gebrauch einer nach Merck vorschriftsmäßig mit Alkohol, aber ohne NaOH hergestellten Lösung. Es wurde deshalb jene Herstellungsart (0,1 g Methylrot, 7,4 ccm NaOH $^1/_{20}$ normal, 300 ccm Alkohol, mit destilliertem Wasser auf 500 ccm aufgefüllt) gewählt. Das so gewonnene Methylrot zeigte auch gute Übereinstimmung (maximale Abweichung 0,07 pH-Einheiten) mit dem an der sauren Seite anschließenden Bromphenolblau (Umschlagspunkt pH 4,1).

Auch Bromkresolpurpur und Bromthymolblau (Umschlagspunkt pH 7,0) lieferten bei Kontrollmessungen in den Grenzgebieten nicht wesentlich voneinander verschiedene pH-Werte (maximale Abweichung 0,08 pH-Einheiten).

Andere Resultate ergaben sich aus Vergleichsmessungen mit Bromthymolblau und Phenolrot (Umschlagspunkt pH 7,9); der letztgenannte Indikator zeigte im Mittel um 0,23 pH-Einheiten höhere Werte an als Bromthymolblau (Tabelle 1).

Tabelle 1. Abweichungen der mit Phenolrot gemessenen pH-Werte von Bodenlösungen von den mit Bromthymolblau gemessenen.

Bodenprobe Nr.	Bodentyp	pH-Wert bei Messung mit		Abweichung
		Bromthymolblau	Phenolrot	
400	Toniger Lehmboden . .	7,28	7,55	0,27
301	Steiniger „ . .	7,36	7,65	0,29
398	„ „ . .	7,52	7,77	0,25
364	Moderboden	7,54	7,74	0,20
245	Lehmiger Steinboden . .	7,55	7,76	0,21
311	Lehmboden	7,56	7,72	0,16
277	Lehmiger Steinboden . .	7,66	7,88	0,22
			Mittlere Abweichung:	0,23

Diese Differenz geht auch aus den Messungen von Ramann und Sallinger[73]) hervor, wenn sie hier auch nicht weiter beachtet wurde (Tabelle 2).

Tabelle 2. pH-Differenzen von Puffergemischen bei Anwendung verschiedener Indikatoren nach Angaben von Ramann und Sallinger.

Nach Ramann und Sallinger			Abweichung von dem berechneten pH-Wert	pH-Differenzen dieser Abweichungen bei Anwendung verschiedener Indikatoren
Nach Sörensen berechnete pH-Werte	mit Phenolrot gefundene pH-Werte	mit Bromthymolblau gefundene pH-Werte		
7,00	6,95		— 0,05	0,23
7,19		7,37	+ 0,18	
7,38	7,33		— 0,05	0,22
7,48		7,65	+ 0,17	
7,80	7,70		— 0,10	0,23
7,90		8,03	+ 0,13	

Die mit Phenolrot gemessenen pH-Werte können also nicht ohne weiteres mit denen der anderen Indikatoren verglichen werden; Phenolrot erwies sich ohnehin zur Messung der untersuchten Böden als unnötig und wurde deshalb im folgenden nicht verwandt.

Die elektrometrische Methode (mit Chinhydron) wurde, zum Teil aus ähnlichen Gründen wie sie Arrhenius anführt, nicht gewählt.

Niklas und Hock[65]) prüften die Chinhydronelektrode auf ihre Übereinstimmung mit der H-Elektrode und fanden dabei bei saurer Reaktion bis pH 6,20 meist gleichgerichtete Abweichungen (bis 0,15 pH-Einheiten im Maximum); über pH 6,20 wurden leider nur zwei Vergleichsmessungen bei pH 8,95 und 9,70 angegeben, die beide Male größere Differenzen (0,95 pH-Einheiten) ergaben. Es wird jedoch gesagt, daß bei Anwendung von Chinhydron bis pH 7,7 (nach Hilbig[37]) bis pH 8,2, nach Michaelis[62]) bis pH 8,5) gewonnene Werte mit denen der H-Elektrode übereinstimmen. Da die Vergleichswerte bei Niklas und Hock mit Salzlösungen ($AlCl_3 + NaOH$) gewonnen wurden, geben sie uns keinen sicheren Aufschluß darüber, inwieweit die Chinhydronelektrode zur Messung von Bodenlösungen geeignet ist. Im Zusammenhang damit angestellte eigene Beobachtungen wiesen darauf hin, daß kolorimetrische und elektrometrische Messungen mit Phosphat-Puffergemischen zwar weitgehend übereinstimmende, mit Bodenlösungen jedoch wesentlich verschiedene Resultate lieferten.

Über die Methodik der Messung mit der Chinhydronelektrode liegen Arbeiten von Michaelis[62]), Hissink und van der Spek[38]), Kappen und Beling[42]), Pierre[70]), Arrhenius[3]) u. a. vor. Es bestehen aber trotzdem noch in sehr wesentlichen Dingen Unklarheiten,

die es nicht erlauben, über die absolute Sicherheit dieser Methode ein abschließendes Urteil zu fällen. Es ist u. a. noch nicht geklärt, welcher Art die besonders bei alkalischen Tonböden bei Zugabe von Chinhydron zustandekommenden Koagulationen des Bodens [38]) sind und inwieweit dadurch Änderungen der Azidität entstehen; weiterhin ist noch nicht eindeutig bewiesen, ob tatsächlich, wie Arrhenius und Pierre [70]) angeben, störende „Vergiftungen" der Pt-Elektrode durch Bodenkolloide stattfinden oder nicht und worauf diese beruhen. Einen deutlichen Beweis von der Notwendigkeit einer vorsichtigen Stellungnahme gegenüber der Chinhydronmessung gibt ferner eine Mitteilung von Th. Arnd und W. Siemers [2]), die mit einem im Handel bezogenen und mit einem nach Vorschrift selbst hergestellten und umkristallisierten Chinhydron bei Kontrollmessungen mit Bodenlösungen pH-Werte fanden, die in gleicher Richtung um 0,40—1,56 pH-Einheiten differierten. Schließlich soll noch erwähnt werden, daß der früher übliche Ersatz des KCl-Agars durch einen mit KCl durchtränkten Baumwollfaden zu falschen Ergebnissen führt; denn wie eigene, mehrfach wiederholte Versuche zeigten, gehen auch bei größter Vorsicht 15—20 mg KCl in die zu messende Bodenlösung (10 ccm) über, wodurch sich die Azidität durch Neutralsalzwirkung [3]) in positivem Sinn (Aziditätserhöhung) ändert. Bei Anwendung von KCl-Agar kann nach Hissink und van der Spek [38]) keine wesentliche Neutralsalzwirkung zustande kommen.

Es muß nun aber auch zur Kritik der kolorimetrischen Messung darauf hingewiesen werden, daß von chemischer Seite eine genaue Nachprüfung der Salz- und Kolloidfestigkeit der angewandten Indikatoren gegenüber Bodenlösungen noch nicht vorliegt. So ist es denn auch verständlich, wenn Ramann und Sallinger [73]) pH-Differenzen, die sich bei Messung von Puffergemischen mit Clark- und Lubs-Indikatoren zwischen den gemessenen und den nach Sörensen berechneten pH-Werten ergaben, auf „störende Nebenwirkungen der Puffergemische", also auf einen Salzfehler der Indikatoren (s. auch Michaelis [62]) zurückführen.

Es wäre erwünscht, bei Bodenuntersuchungen zu geobotanischen Zwecken die in der Rhizosphäre einer Pflanze physiologisch wirksame Bodenreaktion zu messen; dazu sind wir aber bei unseren heutigen Kenntnissen und Hilfsmitteln noch nicht hinreichend imstande. Unbedingt erforderlich ist aber, größtmöglichste Annäherung an die natürlichen Verhältnisse und größtmöglichste Gleichheit einer nicht zu umgehenden Abweichung von diesen zu erstreben.

Die durch die Methode bedingten Abweichungen von den natürlichen Verhältnissen sind fünffacher Art:

1. Abweichung durch das Trocknen der Bodenproben;
2. durch verschiedenes Boden-Wasser-Verhältnis;
3. durch verschiedene Extrahierzeit;
4. durch verschiedenen Kohlensäureeinfluß;
5. durch Filtrierung.

Es ist bedauerlich, daß bis heute nach mehrjähriger Praxis in der Bestimmung der Bodenazidität noch keine systematische Untersuchung der Aziditätsänderung beim Trocknen eines Bodens vorliegt. Die in dieser Richtung angestellten Versuche, besonders von Rost und Flieger [73]) und von Arrhenius [3]) können uns darüber keinen Aufschluß geben, weil die Vergleichswerte nicht mit einem auf verschiedene Weise behandelten, in seiner Azidität völlig homogenen Boden, sondern mit meist verschiedenen Böden eines offenbar nicht homogenen Standorts gewonnen wurden. Durch die beim Trocknen vor sich gehenden irreversiblen Koagulationen gewisser Bodenkolloide werden bei sauren Böden, wie es scheint, hauptsächlich negativ geladene, bei teilweiser Dissoziation alkalisch reagierende, bei mehr alkalischen Böden positiv geladene, sauer reagierende Kolloide eliminiert, wodurch die Wasserstoffionenkonzentration entweder steigt oder fällt (Tabelle 3).

Tabelle 3. Abweichungen der Azidität durch das Trocknen von Böden, ausgedrückt in pH-Einheiten.

Nr.	Bodenart	Ohne vorherig. Trocknen gemessen	Getrocknet gemessen	Abweichung
219	Moorboden . . .	5,43	5,31	— 0,12
103	„ . . .	5,49	5,38	— 0,11
212	Sandboden	6,09	5,84	— 0,25
210	„	6,16	5,94	— 0,22
104	Moderboden . . .	7,43	7,57	+ 0,14
213	„ . . .	7,24	7,52	+ 0,28
214	Lehm-Steinboden .	7,43	7,59	+ 0,16

Die tatsächlichen Verhältnisse sind aber sicherlich komplizierter und können deshalb auf Grund der wenigen diesbezüglichen Angaben noch nicht befriedigend geklärt werden. Die große Anzahl der jeweils gesammelten Böden machte es notwendig, diese, wie es in der bodenkundlichen Praxis überall üblich ist, lufttrocken zu machen; denn bei länger aufbewahrten nassen Böden ändert sich die Azidität aller Wahrscheinlichkeit nach infolge der bald einsetzenden Tätigkeit von Mikro-

organismen ziemlich stark. Kontrollmessungen der gesammelten Böden in frischem Zustande konnten infolge der geringen Quantität der jeweils von der engsten Rhizosphäre der betreffenden Pflanzen entnommenen Proben nicht allgemein ausgeführt werden.

Es soll hier beiläufig bemerkt werden, daß nicht ein irgendwie gesiebter, sondern der Gesamtboden zur Messung verwandt wurde.

Abweichung durch verschiedenes Verhältnis von Boden zu Wasser. Da die Bodenbestandteile, welche dem Bodenwasser seine charakteristische Azidität geben, meist schwer löslich und in Lösung wenig dissoziiert, also zum größten Teil in ungelöstem bzw. undissoziiertem Zustand vorhanden sind („Pufferung" des Bodens), ist es von vornherein wahrscheinlich, daß sich wie im allgemeinen die Konzentration der gelösten Stoffe und die Konzentration der dissoziierten Ionen, so auch im besonderen die Konzentration der H-Ionen beim Verdünnen des Bodenwassers, zum mindesten bei gut gepufferten Böden, nicht wesentlich ändert. Da aber die Löslichkeit sowie der Dissoziationsgrad der bei der Hydrolyse H'- und OH'-Ionen abgebenden Bodenbestandteile wohl in keinem Fall gleich groß und vor allem in hohem Grade eine Funktion der Extrahierzeit ist, wurden bei pH-Messungen von Bodenaufschlämmungen mit verschiedenem Verhältnis Boden zu Wasser von mehreren Autoren (Arrhenius, Barnette, Christensen, Jenny, Sharp und Hoagland u. a.) zwar meist geringe, manchmal (so von Hissink und van der Spek) aber doch zu beachtende pH-Differenzen gefunden. Es ist also bei dieser Methode sicherlich eine, wenn auch in ihrer Größe schwer faßbare Abweichung des pH-Wertes der Bodenaufschlämmung von dem pH-Wert der fast immer relativ hochkonzentrierten natürlichen Bodenlösung vorhanden. Um diese Abweichung möglichst konstant zu erhalten, wurde in ähnlicher Weise, wie es Arrhenius vorschlägt, im allgemeinen gleiches Volumverhältnis Boden: Wasser (1 : 1) eingehalten, dieses Verhältnis aber je nach der für den betreffenden Boden anzunehmenden Wasserkapazität modifiziert. Wählt man ein konstantes Gewichtsverhältnis, so wie es in der bodenkundlichen Praxis allgemein üblich ist, so weicht man bei der Aufschlämmung von den natürlichen Konzentrationsverhältnissen in durchaus verschiedener Weise ab. Als Beispiel mag angeführt werden, daß unter natürlichen Verhältnissen der Wassergehalt von 10 g (Trockengewicht!) Humusboden um ein Vielfaches höher ist als der von 10 g Sandboden.

Die in oben beschriebener Weise gewonnenen Aufschlämmungen wurden 15—22 Stunden extrahiert. Wie bereits Knight (zitiert bei Arrhenius) gefunden hat und wie auch eigene Versuche bestätigten,

kann die Funktion des gemessenen pH-Wertes von der Extrahierzeit durch eine nach 3—12 Stunden asymptotisch verlaufende Kurve dargestellt werden, d. h. es ist eine Zeit von 3—12 Stunden nötig, bis das chemische Gleichgewicht Boden : Wasser : Luft ein annähernd statisches geworden ist.

Abweichungen durch verschiedenen CO_2-Gehalt. Wir wissen (s. Lundegårdh, CO_2-Faktor), daß der CO_2-Gehalt des Bodens oft um ein Vielfaches größer ist als der der Atmosphäre. Trotzdem ist in der bodenkundlichen Praxis immer wieder das Bestreben erkennbar, bei der Bodenaufschlämmung den Einfluß der Kohlensäure so gut wie möglich auszuschalten. Allerdings dürfte das mit Ausnahme gewisser elektrometrischer Verfahren (s. Arnd und Siemers[2]) nur unter weitgehenden Vorsichtsmaßregeln möglich sein. Das allgemein übliche Verfahren ist, zur Aufschlämmung CO_2-freies Wasser zu benützen, dann aber die Aufschlämmung und das viel weniger gegen CO_2 gepufferte Filtrat, vertrauend auf die Pufferwirkung, ohne jeden CO_2-Abschluß weiter zu behandeln. Th. Arnd und W. Siemers setzen ihre Bodenauszüge zunächst dem lösenden Einfluß der Kohlensäure aus, verdrängen sie aber dann durch H_2 (kolorimetrische Messung) bzw. CO_2-freie Luft (elektrometrische Messung); sie finden deshalb vor der Verdrängung der Kohlensäure kleinere pH-Werte als nachher. Inwieweit aber nun bei der Messung selbst, wo es sich also nicht mehr um eine Aufschlämmung, sondern um eine irgendwie gewonnene pufferärmere Bodenlösung handelt, der Einfluß der Kohlensäure ausgeschaltet wird, findet keine Erwähnung. Man hat bisher bei der Methode der Aziditätsmessung nur den aziditätssteigernden Einfluß der Kohlensäure berücksichtigt, nicht aber ihren lösenden Einfluß. Während im natürlichen Boden $CaCO_3$ und die anderen Bodenbestandteile in einem gewissen Gleichgewicht mit der meist in großer Konzentration vorhandenen CO_2 sich befinden (z. B. in dem bekannten Gleichgewicht $CaCO_3$ — $Ca(HCO_3)_2$ — H_2CO_3), wird beim Trocknen ($H_2CO_3 \rightarrow H_2O + CO_2$) dieses Gleichgewicht zugunsten der CO_2-ärmeren, schwerer löslichen Verbindungen ($CaCO_3$) verschoben. Wird nun der getrocknete Boden mit CO_2-freiem Wasser aufgeschlämmt, so kann nicht mehr so viel von diesen bei Hydrolyse OH' abgebenden Verbindungen in Lösung gehen, wie vorher bei Gegenwart der CO_2 im Boden vorhanden war; die H' abgebenden Verbindungen können mehr zur Geltung kommen. Gibt man jedoch, wie in der vorliegenden Untersuchung verfahren wurde, zu dem getrockneten Boden CO_2-haltiges destilliertes Wasser, so stellt man wenigstens annähernd die natürlichen Verhältnisse wieder her, man er-

hält mehr OH' abgebende Verbindungen gelöst. Aus Tabelle 5 ist auch ersichtlich, daß der CO_2-Faktor vor allem bei Böden mit pH $> 5{,}5$ zu berücksichtigen ist.

Die Bodenlösung wurde stets sofort nach ihrer Gewinnung durch Zentrifugieren ohne wesentlichen CO_2-Zutritt (unter Vermeidung von Schütteln und „Wirbelbildung") gemessen.

Tabelle 5. pH-Werte von Bodenlösungen, deren Aufschlämmungen in verschiedener Weise dem Einfluß der Luftkohlensäure ausgesetzt wurden.

(Der vorher getrocknete, jeweils gut durchmischte Boden wurde in Fall I mit CO_2-freiem, in Fall II mit CO_2-haltigem Wasser aufgeschlämmt; im Fall I wurde die Aufschlämmung bei CO_2-Abschluß, im Fall II bei CO_2-Zutritt extrahiert und zentrifugiert.)

Nr.	Bodenart	I (ohne CO_2)	II (mit CO_2)	Differenz
206	Hum. Lehmboden	7,32	7,57	+ 0,25
211	Lehmboden	7,16	7,42	+ 0,26
217	„	7,04	7,28	+ 0,24
216	Moderboden	6,45	6,76	+ 0,31
188	Steinboden	5,96	6,21	+ 0,25
175	Hum. Lehmboden	5,74	6,01	+ 0,27
319	Moorboden	5,41	5,46	+ 0,05
41	Sand. Steinboden	5,36	5,43	+ 0,07
219	Moorboden	5,29	5,31	+ 0,02

Um von einer Bodenaufschlämmung einen für die kolorimetrische Messung brauchbaren klaren Bodenauszug zu erhalten, kann man die Aufschlämmung entweder filtrieren oder zentrifugieren. Beim Filtrieren macht sich eine zunächst noch problematische, später bei Beschreibung der Kulturversuche noch genauer zu schildernde „Filterwirkung" geltend. Verfolgt man diese Filterwirkung, von der schon Arrhenius (1923) spricht, ohne sie näher zu definieren, bei der Filtration der in sehr verschiedener Weise gepufferten Bodenaufschlämmungen dadurch, daß man hintereinander verschiedene Teile des Filtrats auffängt und getrennt mißt, so erhält man bei der graphischen Festlegung der dabei gewonnenen pH-Werte allmählich asymptotisch verlaufende Kurven mit dem Verlauf der Filtration als Abszisse und den gemessenen pH-Werten als Ordinate; bei Anwendung von Munktells Berzeliusfiltern wurden mit einer einzigen Ausnahme, wo ein Boden mit pH 4,95 gemessen wurde, steigende Kurven (Ansteigen des pH-Wertes während der Filtration) gewonnen, bei Anwendung gewöhnlichen glatten Filtrierpapiers (von

Firma Gessner & Krenzig, Niederschlag) bei Böden mit einem pH-Wert $> 6{,}0$ steigende, bei $pH < 6{,}0$ fallende Kurven. (In letzterem Fall wurde der pH-Wert im Verlauf der Filtration allmählich kleiner.) Nimmt man im Anschluß an Arrhenius' Filtriervorschrift an, daß der Kurvenverlauf durch eine allmählich immer stärker werdende Pufferung der Filterwirkung durch den Boden selbst bedingt ist, so zeigt sich beim Vergleich der mit sauren, schwachsauren und alkalischen Böden gewonnenen Kurven, besonders deutlich bei Anwendung von gewöhnlichem, nicht mit Säure behandeltem Filtrierpapier die amphotere Natur der wirksamen Filterkolloide. Da jedoch die im ersten Stadium der Filtration gewonnenen Filtrate meist auch weniger klar waren als die letzten, kann nicht gesagt werden, inwieweit die spezifische Filterwirkung kombiniert ist mit einer kolloidchemischen Wirkung der gröberen Dispersionen auf den Indikator. Diese Frage konnte auch nach Kenntnisnahme der von Barnette und Hissink vertretenen Theorie von der „electrical double layer" (vgl. auch Michaelis [62]) nicht restlos geklärt werden, da hierzu eine systematische Untersuchung mit zahlreichen Messungen nötig gewesen wäre. Im Zusammenhang damit seien auch die Untersuchungen von Malarski [56]) erwähnt, wonach durch Filtrieren eines positiven Sols (z. B. Eisenhydroxydsols) durch das negativ geladene Filtrierpapier zunächst eine Verminderung, sodann eine Umkehrung des positiven Ladungssinns bewirkt wird.

Da es nun noch durchaus fraglich ist, ob bei Befolgung der Filtriervorschrift von Arrhenius, bei der die Filterwirkung durch die Pufferwirkung des Bodens aufgehoben werden soll, auch bei schlecht gepufferten Böden (z. B. Sandböden) jegliche Filterwirkung eliminiert werden kann, da überdies bei geringen Bodenmengen, die von den oft sehr kleinen Rhizosphären entnommen wurden, die Filtriervorschrift nicht immer in einwandfreier Weise eingehalten werden kann und die Wirkung des CO_2-Faktors auf das relativ schlecht gepufferte Filtrat größer ist als beim Zentrifugieren, wurde im Anschluß an F. Chodat [14]) Barnette [4]) u. a., letztere Methode gewählt. Durch 10—15 Minuten langes Zentrifugieren bei 4—5000 Umdrehungen ließen sich fast immer völlig klare Bodenlösungen gewinnen. Die Zentrifuge wurde mit einem schnell laufenden Elektromotor (Tourenzahl 1200) betrieben, die Umdrehungszahl mit einem auf der Achse aufgesetzten Adhäsions-Tourenzähler kontrolliert.

Tabelle 6. Änderung des pH-Wertes von Bodenfiltraten während der Filtration.

(F_1, F_2, F_3 sind nacheinander abgenommene Filtratteile mit gewöhnlichen, B_1, B_2, B_3 mit Berzeliusfiltern, Z_k bedeutet klares Zentrifugat, Z_t trübes Zentrifugat.)

Nr.	Bodenart	F_1	F_2	F_3	Z_k	B_3	B_2	B_1	Z_t
		→ pH-Änderung während d. Filtration				← pH-Änderung während d. Filtration			
326	Moderboden	—	—	—	5,14	—	4,97	4,84	—
327	„	5,34	5,17	—	5,05	5,04	5,01	4,98	—
384	„	5,49	5,45	5,33	—	5,17	5,06	4,88	4,88
378	„	5,72	5,48	5,17	—	4,98	4,97	4,95	4,94
332	Sandboden	5,71	5,44	5,28	—	4,89	4,88	4,92	—
313	„	5,70	5,33	—	—	5,25	5,16	5,03	—
320	„	5,58	5,22	5,23	5,25	—	5,06	5,00	—
318	Moderboden	5,68	5,40	5,37	—	5,20	5,14	5,00	—
320	Sandboden	5,47	5,26	5,30	—	—	—	—	—
262	Moderboden	5,66	5,57	5,55	—	—	—	—	—
356	Moderboden	6,16	6,22	6,23	—	—	—	—	—
413	„	6,23	6,56	6,63	—	—	—	—	—
315	„	6,58	6,64	6,67	—	6,55	6,54	6,25	—
400	Lehmboden	6,96	7,28	7,31	—	7,29	7,23	6,90	—
407	„	7,07	7,31	7,31	—	7,33	7,34	7,13	7,03
349	„	7,57	7,70	7,71	—	7,70	7,71	7,58	7,57
329	Moderboden	—	—	—	7,68	7,64	7,61	7,47	—

Bisherige Beobachtungen über die Bodenstetigkeit alpiner Pflanzen.

Die vorliegenden Untersuchungen sollen unter besonderer Berücksichtigung des „Aziditäts"- und des „Konkurrenzfaktors" Beiträge zur geobotanischen wie auch zur physiologischen Charakterisierung bodensteter alpiner Pflanzen liefern. In Betracht gezogen wurden dabei die häufigsten der sogenannten „kalkliebenden" und „kalkfliehenden" Arten, nicht aber „Salzzeiger", „Düngerzeiger", „Magerkeitszeiger", „Rohboden-, Humus-, Feuchtigkeits- und Trockenheitszeiger" (Schroeter [85]).

Den bisherigen Angaben über Bodenstetigkeit liegen zwar zahlreiche, jedoch meist nur floristisch orientierte Beobachtungen zu Grunde; eine zusammenfassende, kritische Darstellung der dabei von den verschiedenen Forschern angenommenen „Ursachen" der Bodenstetigkeit gibt Schroeter [85]). Die einzelnen Theorien sollen bei der Diskussion der Untersuchungsergebnisse Erwähnung finden.

Es soll hier jedoch kurz mitgeteilt werden, was an tatsächlichen Beobachtungen über das Vorkommen alpiner bodensteter Pflanzen bekannt ist. Eine Reihe von Forschern hat sich bemüht auf Grund von Schätzungen der mehr oder weniger stark ausgeprägten Gleich-

artigkeit der von einer Pflanze besiedelten Standorte verschiedene Grade der Bodenstetigkeit (z. B. „kalkstet", „kalkliebend"; „kalkfürchtend", „kalkmeidend") festzulegen. Es ist klar, daß das durch Schätzung gewonnene Ergebnis stets stark subjektiv beeinflußt war. Eine Pflanze, die auf einem Granitboden und zugleich auf einem ausgelaugten Kalkboden, über dessen Kalkgehalt der hauptsächlich floristisch interessierte Forscher nichts Sicheres in Erfahrung brachte, gesichtet wurde, taxierte der eine als „kalkliebend", der andere als „bodenvag". Andererseits wurde eine Pflanze, deren Vorkommen zugleich auf Kalk als auch auf Kalkglimmerschiefer festgestellt war, einmal als kalkliebend und ein andermal als kalkstet, ein drittes Mal als bodenvag angesprochen.

Allerdings liegen auch verschiedene weniger subjektive Darstellungen des Vorkommens bodensteter Pflanzen vor. Vogler[96]) untersuchte die floristische Zusammensetzung verschiedener Bodenquadrate, sowie eine an einer beliebigen Stelle dieser „Standorte" entnommene Bodenprobe, von der er den CaO-Gehalt, Psammogenität (Sandgehalt) und Pelogenität (Tongehalt) bestimmte. Kam eine Pflanze auf mehreren dieser „Standorte", bei verschiedenen physikalischen Eigenschaften der entnommenen Bodenprobe, aber jedesmal bei einem Gehalt von $> 7{,}1\,\%$ CaO vor, so sagt Vogler, sie komme „nur auf Böden mit $> 7{,}1\,\%$ CaO" vor. In ähnlicher Weise gibt er eine Liste von Pflanzen, die nur bei $> 1\,\%$ CaO, $< 0{,}8\%$ CaO, $< 2{,}5\%$ CaO, sowie von solchen, die bei jedem Kalkgehalt „vorkommen". Ganz abgesehen davon, daß hier nur der CaO-Gehalt eines, wie Vogler selbst zugibt, edaphisch durchaus nicht homogenen „Standorts", nicht aber der des Bodens an den Wurzeln der betreffenden Pflanzen bestimmt wurde, sind die ermittelten Werte auch deshalb für unsere Fragestellung ohne größere Bedeutung, weil nicht der physiologisch wirksame Ca-Gehalt, sondern der eines salzsauren Bodenauszugs bestimmt wurde.

In ähnlicher Weise, jedoch unter Berücksichtigung der edaphischen und klimatischen Standortsdifferenzen „auf kleinstem Raum" hat Gr. Kraus[46]) bei Untersuchung des chemischen Bodenfaktors den Karbonatgehalt, der natürlich wie der von Vogler angegebene CaO-Gehalt wohl ein, wenn auch unsicheres Maß für die physiologisch wirksame Ca-Konzentration geben kann, bestimmt. Kraus findet dabei, daß Pulsatilla vulgaris, Anemone silvestris, Hippocrepis comosa und Anthemis tinctoria, die bisher für typische Kalkpflanzen gehalten wurden, auch auf einem karbonatfreien („kalkfreien"), jedoch bemerkenswerterweise gleich den Böden an den Muschelkalkhängen „xerothermen" Boden aus Buntsandstein-Bauschutt vorkommen. Ob dieser Boden wirklich nicht nur CO_3''-, sondern

auch $Ca^{\cdot\cdot}$-frei war (das Gegenteil wäre bei Bauschutt nicht ausgeschlossen), wurde leider nicht untersucht. Jedenfalls hat der Fund zu der Vorstellung Anlaß gegeben, die Kalkpflanzen seien mehr den physikalischen als den chemischen Bodeneigenschaften angepaßt (Lundegårdh [53]).

Eine von Vierhapper [96]) versuchte Klassifizierung mehr oder weniger bodensteter Pflanzen gründet sich auf die genaue geologische Analyse ihrer Standorte, d. h. vor allem der Gesteinsunterlagen. Da jedoch, wie später ausführlicher gezeigt werden soll, gleiche Gesteine Böden von sehr verschiedenen chemischen Eigenschaften und verschiedene Gesteine chemisch oft völlig gleiche Böden ergeben, mußte Vierhapper, der bei der floristischen Durchsuchung seiner Gebiete natürlich auch das Substrat berücksichtigen wollte, vielfach unterteilen und Vorbehalte machen, so daß die wirklichen Verhältnisse immer noch nicht klar genug hervortraten.

Wenn nun derzeit zur Untersuchung der Bodenstetigkeit nicht mehr der Ca-Gehalt des Bodens, sondern seine Reaktion (Azidität, Wasserstoffionenkonzentration) gemessen wird, so geschieht dies zunächst lediglich deshalb, weil in der geringen Bodenmenge, welche für die Ernährung einer Pflanze direkt in Betracht kommt, nicht die Ca-Konzentration sowie die Konzentration der anderen in der Bodenlösung vorhandenen Ionen, wohl aber die Wasserstoffionenkonzentration in einfacher Weise gemessen werden kann. Die Sicherheit, daß mit den derzeit üblichen Methoden wirklich auch die physiologisch in Betracht kommende Bodenreaktion bestimmt wird, ist zwar, wie eingangs gezeigt wurde, noch nicht so groß, wie heute vielfach angenommen wird; es ist aber vorläufig keine andere einfache Möglichkeit der edaphischen Charakterisierung von Standorten bodensteter Pflanzen gegeben.

Bodenazidität und Kalkgehalt. Es wurde zwar schon von verschiedenen Böden von bestimmter Azidität der in HCl-Ausschüttelungen und -Auszügen vorhandene CaO-Gehalt gemessen (Jenny, Swanson u. a.); es konnten aber dabei begreiflicherweise keine gesetzmäßigen Beziehungen gefunden werden, da ja eine potentielle Konzenzentration (Ca) mit einer aktuellen ($H^{\cdot}$) verglichen wurde. So fanden Swanson u. a. z. B. bei einem pH-Wert von 4,73 (Nr. 237) einen CaO-Gehalt von 0,60%, andererseits (Nr. 240) bei einem pH-Wert von 7,03 einen solchen von nur 0,12%. Es widerspricht das durchaus der allgemein angenommenen, wenn auch experimentell noch nicht endgültig gesicherten Regel, daß bei Abnahme des Ca-Gehaltes, wenn auch bei den verschieden stark gepufferten Böden in verschiedenem Grade, die Azidität zunimmt.

Mit der Möglichkeit der Bestimmung der Bodenreaktion trat die Untersuchung des Problems der Bodenstetigkeit in eine neue Phase. Was jedoch durch die ersten in dieser Richtung ausgeführten Arbeiten mit Hilfe dieser Methoden geklärt werden sollte, waren nicht einfache, sondern im Gegenteil sehr verwickelte Fragen. So wurden z. B. „Beziehungen" zwischen „Bodenreaktion und Pflanzenverteilung", „Bodenreaktion und Assoziationen" untersucht. Es soll hier nicht über die zahlreichen darüber erschienenen Publikationen referiert werden, vielmehr sei auf die zusammenfassenden Darstellungen von Arrhenius[3]) und Lundegårdh[53]) verwiesen*). Von besonderer Bedeutung für unsere eigentliche Frage sind jedoch die Untersuchungen von F. Chodat[14]), da sowohl das Untersuchungsgebiet (Schweizer Alpen) ein ähnliches ist als auch, weil einzelne Arten, deren Vorhandensein innerhalb bestimmter Formationen bekannt gegeben wird, auch in der vorliegenden Arbeit auf ihr Vorkommen untersucht wurden.

Eine ähnliche kleinere Arbeit aus der Tatra (Karpathen) von Wlodek und Strzemienski[103]) kann hier nicht im einzelnen berücksichtigt werden, da die dort angegebenen pH-Werte nur für gewisse Assoziationen, die von Szafer kartographisch festgehalten wurden, gelten. Überdies muß dahingestellt bleiben, ob die Messungen zum Vergleich herangezogen werden dürfen, da u. a. von Wlodek und Strzemienski für zum Teil „graue" Kalkböden niemals pH-Werte $>6{,}7$ und auch sonst auffallend niedrige pH-Werte gefunden wurden.

F. Chodat[14]) sieht als seine Hauptaufgabe nicht die edaphische Charakterisierung der Standorte, sondern eine Klassifikation der Assoziationen auf Grund der gefundenen pH-Werte. Die Charakterisierung der bodensteten Pflanzen geschieht bei Chodat nicht auf Grund ihrer „calcifugie" und „calciphilie", auch nicht durch die Benennungen „oxyphiles, neutrophiles, basiphiles" (Aman[1]), sondern auf Grund ihrer „pH-Amplitude" („Amplitude d'accomodation à la reaction du sol"). Die zur Festlegung der Amplitude angewandte Methode kann jedoch zu falschen Vorstellungen Anlaß geben. So gibt Chodat, wahrscheinlich beeinflußt durch die Befunde der doppelgipfeligen pH-Wachstumskurven (bei Kulturversuchen!), auf Grund von nur drei Aziditätsmessungen für Arctostaphylos uva ursi eine pH-Amplitude mit einem zweifachen Optimum (pH 5 und pH 7—7,4) an. Chodat stellt zwar für eine Assoziation („mi-pâturage, mi-lande auf der Moräne von Mt. Velan"), in der auch A. uva

*) Nach Fertigstellung der Arbeit erschien von W. Mevius „Reaktion des Bodens und Pflanzenwachstum". Freising-München 1927. Die darin enthaltenen Angaben konnten im Text jedoch nicht mehr berücksichtigt werden.

ursi als Bestandesglied genannt wird, eine Bodenazidiät von pH 6,0 fest; es ist jedoch wahrscheinlich, daß Ch. nicht nur an den drei Standorten, deren Bodenazidität gemessen wurde, sondern auch in zahlreichen anderen Fällen A. uva ursi auf einem Boden, dessen Azidität schätzungsweise entweder pH $\sim$ 5 oder pH $\sim$ 7,2 betrug, vorgefunden hat. Dies hat aber seinen Grund sicherlich nur darin, daß bei der Juvenilität der meisten alpinen Böden und dem Vorwiegen von „Ortsböden" (s. später) einerseits auf sauren Gesteinen, andererseits auf Kalk, pH-Werte besonders zwischen 6 und 7 schon an sich seltener sind als die oben genannten. Im übrigen kann eine pH-Amplitude überhaupt nicht auf Grund weniger Messungen, sondern (wie z. B. bei Olsen) nur durch Untersuchung der relativen Frequenz (etwa mit Hilfe der Raunkiaerschen Quadratmethode, die allerdings im alpinen Gelände nicht überall angewandt werden kann), angegeben werden.

Zur sicheren Feststellung des Vorkommens von bodensteten alpinen Pflanzen sind nach dem augenblicklichen Stand der Dinge deshalb weitere Untersuchungen nötig, um die erforderlichen Grundlagen für eine ökologische und physiologische Untersuchung des Phänomens „Bodenstetigkeit" zu gewinnen.

Bevor über die zu diesem Zwecke ausgeführten Untersuchungen berichtet wird, muß die auf Grund gewisser Ergebnisse angewandte Terminologie gerechtfertigt werden.

Terminologie.

Die anzuwendende Terminologie für die in verschiedener Richtung bodensteten Pflanzen soll in erster Linie durch die Befunde bei der geobotanischen Untersuchung des Vorkommens, keineswegs aber durch irgendwelche Theorien über „Kalkfeindlichkeit" und „Kalkfreundlichkeit" begründet werden.

Es hat sich, wie später eingehender dargelegt werden soll, herausgestellt, daß die untersuchten, bisher meist als „kalkfliehend" bezeichneten Pflanzen durchweg auf saurem Boden vorkommen. Es wird deshalb für sie der Terminus „Azidophyten" gewählt.

Nach den Untersuchungen von Paul[69]) und Mevius([58], [59]), ist die Bezeichnung „Ca-fliehend" zum mindesten für die azidophytischen Sphagneen, nach mündlicher Mitteilung von Suessenguth auch für Schistostega, nicht berechtigt, da diese Pflanzen in Ca-reichen, aber sauren Nährlösungen nicht zugrundegehen, wie dies bei alkalischer Reaktion der Fall wäre. Der Ausdruck $CaCO_3$-fliehend (kalkfliehend, kalkscheu usw.) scheint die wirklichen Verhältnisse besser zu treffen,

denn wenn man auch Ca-reiche, sauer reagierende Nährlösungen herzustellen imstande ist, so sind doch natürliche, stark saure Böden niemals $CaCO_3$-reich. Die Azidität dieser Böden entsteht ja in den meisten Fällen gerade durch die Auslaugung des Ca und anderer Basen. Die genannten Ausdrücke sind hier jedoch schon von vornherein zur Charakterisierung der geobotanischen Verhältnisse abzulehnen, weil nicht beobachtet wird, daß die betreffenden Pflanzen von einem bestimmten Substrat fliehen oder es fürchten, sondern nur, daß sie auf einem bestimmten Boden wachsen; sie sind auch zur physiologischen Charakterisierung nicht zu gebrauchen, da ernährungsphysiologische Vorgänge weniger durch Stoff- als vielmehr durch Jonenkonzentrationen bestimmt werden [53, 10]).

Es ist nun zu prüfen, ob man berechtigt ist, die in entgegengesetzter Richtung bodensteten Arten „Alkaliphyten" oder „Basiphyten" zu nennen. Versteht man unter einem Alkaliphyten eine Pflanze, die nur auf alkalischem Boden wächst, so wäre eine derartige Bezeichnung jedenfalls irreführend, da die früher als „Kalkpflanzen", „kalkstet" oder „kalkliebend" bezeichneten bodensteten Arten, wie später bei Wiedergabe der Befunde gezeigt werden wird, nicht nur bei alkalischer, sondern auch — und zwar durchaus nicht selten — bei schwachsaurer Bodenreaktion vorkommen. Man könnte aber trotzdem die „kalkliebenden" Pflanzen „Alkaliphyten", jedoch „in weiterem Sinne" nennen, wenn man nämlich berücksichtigt, daß sie nicht nur bei einer OH-Jonenkonzentration von $> 10^{-7,07}$ (bei alkalischer Reaktion), sondern auch noch bei einer etwas geringeren $[OH']$, also z. B. Gentiana Clusii, welche auch noch bei pH 6,25 gefunden wurde, bei einer $[OH']$ von $> 10^{-7,89}$ ($10^{-14,14}$: $10^{-6,25}$, da $[H^{\cdot}] \cdot [OH'] = 10^{-14,14}$) vorkommen. Da jedoch die damit nötige Einführung eines „physiologischen Neutralpunktes", der natürlich bei den verschiedenen „Alkaliphyten (im weiteren Sinn)" bei einem verschieden hohen pH-Wert läge, die Übersicht der wirklichen Verhältnisse nur verwirren würden, statt zu ihrer Klärung beizutragen, wurde statt dessen, gestützt auf die Befunde an den natürlichen Standorten, der terminus „Calciphyten" gewählt. Von vornherein sei darauf hingewiesen, daß sich heute noch nicht sicher entscheiden läßt, ob für das Vorkommen der Calciphyten die $[H^{\cdot}]$ oder die $[Ca^{\cdot\cdot}]$ von ausschlaggebender Bedeutung ist. Denn so groß auch ohne Zweifel die ernährungsphysiologische Bedeutung der $[H^{\cdot}]$ (für die Permeabilität der pflanzlichen Membranen durch Ausflockung amphoterer Kolloide in der Nähe des isoelektrischen Punktes, also bei einer bestimmten $[H^{\cdot}]$, sowie für die Regelung enzymatischer Prozesse) sein mag, so wenig darf die Rolle der ebenfalls, wenn

auch in geringerem Grade kolloidaktiven, also den H-Ionen antagonistischen Ca-Ionen (durch Koagulierung von Pektinstoffen und Phosphatiden, durch Hemmung der Permeabilität für andere Ionen, sowie durch Verhinderung der Abgabe von Phosphatiden) außer acht gelassen werden. Im übrigen sollen die hier rein beschreibend anzuwendenden Termini sich nicht auf irgendwelche theoretischen Voraussetzungen, sondern lediglich auf das natürliche Vorkommen der bodensteten Pflanzen gründen. Es konnte zwar, wie später ausführlicher begründet werden soll, keinerlei Grenzkonzentration des physiologisch wirksamen Ca-Gehaltes bestimmt werden; es ist jedoch auf Grund der geologisch-petrographischen Analyse der Standorte bei Berücksichtigung der bodenkundlichen Literatur so gut wie sicher, daß das natürliche Substrat der Calciphyten überall Ca nicht nur in Spuren, sondern im Gegensatz zu den Standorten der Azidophyten in größerer Konzentration enthält.

Die Bezeichnung „Calciphyten" wäre nicht berechtigt, wenn „kalkliebende" Pflanzen sich in einem alkalischen oder neutralen Boden auf einem Ca-freien Gestein (also Olivin-, Serpentin-, Chlorit- oder Talkgestein ohne Ca-Mineralien) hätten finden lassen. Dies war aber nicht der Fall, obwohl bei der hier versuchten Feststellung des Vorkommens bodensteter Pflanzen in erster Linie derartige Standorte untersucht wurden. Vielmehr erwies sich, wie später genauer geschildert wird, z. B. die Vegetation eines Mg-reichen (11,25%), aber Ca-armen (0,28%) neutralen bis schwachsauren Serpentinbodens als fast durchweg azidophytisch.

Der bisher meist gebrauchte Ausdruck „Kalkpflanze" ($CaCO_3$-Pflanze) wird aus ähnlichen Gründen wie die Bezeichnung „kalkfliehend", aber auch deshalb, weil Calciphyten, wie bereits bekannt, nicht nur auf Kalk ($=CaCO_3$)-haltigen Gesteinen, sondern auch bei Anwesenheit von viel Ca-Silikaten vorkommen, nicht angewandt.

Der Terminus „Calciphyten" erscheint also durch die bisherigen Befunde an den natürlichen Standorten als ebenso gerechtfertigt wie die Bezeichnung „Azidophyten". Es wird deshalb im folgenden nur mehr von Azidophyten und Calciphyten gesprochen.

Bodenreaktion und bodenstete Vegetation der untersuchten Böden.

Da die in Betracht gezogenen alpinen Böden in den Bayerischen und Kitzbühler Alpen und den Hohen Tauern ihrem bodenkundlichen Charakter nach fast durchweg „endodynamomorphe" (Glinka[32]) „Orts-

böden“ (Ramann)[71, 72]) sind, so kann zu ihrer ersten Gliederung die petrographische Verschiedenheit ihrer Muttergesteine verwandt werden.

Gliederung der untersuchten Böden mit Angabe ihrer topographischen Lage.

I. Böden relativ dysgeogener (physikalisch langsam verwitternder) Kalkgesteine.
   1. Wettersteinkalk: Zwischen Schachen und Dreitorspitze (Wettersteingebirge, Bayerische Alpen).
   2. Plattenkalk: Miesing und Bodenschneid (Schlierseer Berge, Bayerische Alpen).
   3. Paläozoischer Kalk: Kitzbühler Horn, Ehrenbachhöhe, Gr. Rettenstein (Kitzbühler Alpen in Tirol).
   4. Hauptdolomit: Reitherspitze (Seefelder Berge, Tirol).
   5. Kössener (Lithodendron-)Kalk: Rotwandgebiet (Schlierseer Berge, Bayerische Alpen).

II. Böden relativ eugeogener tonreicher Kalkgesteine.
   1. Kössener Mergelschiefer: Rotwandgebiet (s. oben).
   2. Lias Fleckenmergel: Stümpflinggebiet (Schlierseer Berge).
   3. Raibler Kalk: Schachen (s. oben).
   4. Kalkkonglomerat: Schattberg, Hahnenkamm (b. Kitzbühel in Tirol).

III. Böden eugeogener relativ quarzreicher Kalkgesteine.
   1. Hornsteinkalk: Rotwandgebiet (s. oben).
   2. Kalkglimmerschiefer: Gebiet des oberen Stubachtals (Hohe Tauern, österreichische Alpen).

IV. Böden auf „basischen Urgesteinen“ (d. h. meist metamorphen vortriassischen Sedimenten und Eruptiven).
   1. Serpentin und Strahlstein: Rettenkopf (Tauern des oberen Stubachtals, österreichische Alpen).
   2. Amphibolit: Ehrenbachhöhe (bei Kitzbühel in Tirol).
   3. Diabasporphyritschiefer und andere „Grünschiefer“: Geißsteingegend (südliche Kitzbühler Alpen, Tirol).
   4. Chloritschiefer: südlich und östlich vom Gr. Rettenstein (Kitzbühler Alpen, Tirol).
   5. Hornblendeschiefer: Oberes Stubachtal (Tauern, österreichische Alpen).

V. Böden auf sauren Gesteinen.
   1. Ton- und Grauwackenschiefer: mehrfach in den Kitzbühler Alpen (Tirol).
   2. Raibler Mg-Mergelsandstein: Schachen (s. oben).

3. Buntsandstein: Hahnenkamm (b. Kitzbühel in Tirol).
4. Quarzphyllit: südlich vom Gr. Rettenstein (s. oben).
5. Granitgneis: Tauern-Moosboden (Stubachtal-Tauern, österreichische Alpen).

Bei der Kennzeichnung dieser Ortsböden im einzelnen soll vor allem ihre Bodenreaktion berücksichtigt werden. Außerdem soll in besonderen Tabellen (s. Anm. S. 148) der „Bodentyp" zur Andeutung der anzunehmenden Wasserkapazität angegeben werden.

Es kann hier natürlich nicht auf die Gesetzlichkeit der Bodenbildung eingegangen werden; es sei vielmehr auf die grundlegenden Werke von Ramann[71, 72]), Wiegner[101]), der besonders die neueren Ergebnisse der Dispersoidchemie berücksichtigte, und von Glinka[32]), sowie die Arbeiten über Alpenhumus von Ebermeyer[22]) und Tschermadt[93]) hingewiesen. Für uns von allergrößter Bedeutung ist jedoch die allgemein gültige Grundregel, daß Basenauslaugung schneller vor sich geht als die „Säureauslaugung". An Stellen größerer Auslaugung sind deshalb bestimmte Ortsböden saurer als an Stellen geringerer Auslaugung (s. auch Kurz[47]) und Salisbury[80, 81]). Die Erkenntnis der geomorphologischen Lage solcher Böden mit relativ starker und relativ schwacher Auslaugung war für die Auswahl der Bodenproben von größter Wichtigkeit. Freilich sind die im alpinen Gelände beobachteten Erscheinungen zu kompliziert, um hier, wo es sich um Festlegung pflanzenphysiologischer und nicht geographischer Verhältnisse handelt, dargestellt werden zu können.

In Tabelle 19 (S. 148) sind nun die pH-Werte angegeben, die für die verschiedenen Ortsböden je nach dem Grad der Auslaugung bzw. ihres Humusgehaltes gefunden wurden. Die Unterschiede sind jedoch häufig nicht nur durch diese beiden Faktoren, sondern auch, besonders bei den Böden auf Kössener Schichten, Kalkglimmerschiefer, Grauwackenschiefer und den Böden der Gruppe IV, 3—5, durch die Inkonstanz des Kalkgehaltes bedingt. In der Tabelle ist weiterhin angedeutet, wie mit dem zunehmenden Grad der Auslaugung usw., also mit Zunahme der Azidität eine Veränderung in der Vegetation vor sich geht; zweckentsprechend wurden zu deren Kennzeichnung nicht Formationen, sondern meist nur die näher untersuchten bodensteten Arten verwandt.

Die Zusammenstellung hat den Zweck, für geobotanische Untersuchungen eine allgemeine Orientierung zu geben, welche Bodenreaktion und welche der untersuchten bodensteten Pflanzen bei bestimmten geologischen Verhältnissen, also auf den verschiedenen Ortsböden, zu erwarten sind. Eine Vollständigkeit der Angaben war jedoch von vorn-

herein nicht beabsichtigt; sie können also nur nach ihrer positiven, nicht aber nach ihrer negativen Seite bewertet werden.

Daß die Böden saurer Gesteine sauer [66]) und die kalkreicher Gesteine vorwiegend alkalisch bis schwach sauer sind, war natürlich zu erwarten; ebenso die Tatsache, daß saure Böden auf eugeogenen Kalkgesteinen häufiger sind als auf dysgeogenen, wobei sie bei den letzteren fast durchweg durch Moderbildung (in Betracht kommt in der alpinen Region hauptsächlich Pinus montana-, Rhododendron- und Vaccinien-Moder) entstehen. Kaum bekannt sind jedoch die Böden sogenannter „basischer Urgesteine", die natürlich für unser Problem von besonderem Interesse waren. Zunächst muß daran erinnert werden, daß die Basizität beim Serpentin durch das fast ausschließliche Vorhandensein von $H_4(Mg,Fe)_3Si_2O_9$, bei allen übrigen jedoch vorwiegend durch Ca-Silikate und -Karbonate — letztere in nicht nachweisbaren Mengen nur beim Strahlstein und Amphibolit —, beim Diabasporphyritschiefer teilweise auch durch Apatit [$Ca_5(PO_4)_3 \cdot F$ (oder Cl)] verursacht wird. Die Böden der basischen Urgesteine erwiesen sich bei der Untersuchung, soweit nicht größere $CaCO_3$-Mengen vorhanden waren, meist als schwach sauer. Die Vegetation der basischen Urgesteine ist dementsprechend, wie aus der Tabelle 19 zu ersehen ist, nur zu einem geringen Teil calciphytisch, sonst aber azidophytisch.

Besondere Beachtung verdienen die Serpentinböden. Der Serpentin des Rettenkopfes verwittert infolge seiner physikalischen Homogenität so gut wie gar nicht physikalisch, ist also extrem dysgeogen; das anstehende Gestein selbst zeigt eine bis 6 cm tiefe Verwitterungszone, in der das vorhandene Eisen teilweise als Fe_2O_3 sichtbar ist. Relativ (chemisch) wenig verwittertes, also relativ basisches Gestein und entsprechend neutraler Boden wurde deshalb hier ausnahmsweise nicht wie sonst im Gebiet der Primitiv-, sondern in dem der Sekundärböden gefunden, nämlich an der Westflanke des Rettenkopfes, wo das tektonisch stark zertrümmerte Gestein ausgedehnte Blockhalden (bezeichnender Weise jedoch keine eigentlichen Schutthalden) liefert. Die chemische Analyse eines Bodens mit einem pH-Durchschnittswert von 7,03 (pH 6,98 und 7,07), die den relativ hohen Mg-Gehalt von 11,25% und einen für Serpentin ebenfalls hohen Ca-Gehalt (0,28%) ergab, zeigte deutlich, daß es sich bei alpinen Serpentin-Sekundärböden, sofern solche überhaupt zustande kommen und ihr ursprünglicher Charakter nicht durch Moderbildung verdeckt wird, keineswegs um ausgelaugte Böden handelt. Die übrigen Serpentinböden sind, wie bereits bekannt, aus den oben angeführten Gründen wenig tiefgründig und nährstoffarm.

Zum Vergleich sei hier die Verwitterung des ebenfalls Mg-reichen, aber extrem eugeogenen Raibler Mergelsandstein angedeutet, dessen ursprünglicher Mg-Gehalt (11,89%) und Ca-Gehalt (0,81%) ([35], [36]) in einem dem erwähnten Serpentinboden entsprechenden Sekundärboden, wie die Analyse ergab, auf 0,37% MgO bzw. 0,12% CaO sinkt. Der Serpentinboden wurde von der Rhizosphäre von Rhododendron ferrugineum, der Lehmboden auf Raibler Mergelsandstein von einem Rh. hirsutum nahestehenden Rh. intermedium entnommen.

Die Zusammenstellung in Tabelle 19 ist ferner wichtig für die Frage der Sukzessionen. Es stehen sich hier bekanntlich zwei Richtungen gegenüber, die einerseits von Clements [17]), Lüdi [51], [52]) und anderen Schweizer und amerikanischen Forschern, andererseits von Skandinaviern und Scharfetter hauptsächlich vertreten werden. Ob die Grenzen der Formation konstant sind, wie die letztgenannte Richtung behauptet oder nicht, kann hier natürlich nicht diskutiert werden. Es soll jedoch darauf hingewiesen werden, daß die Beantwortung dieser Frage hauptsächlich davon abhängt, ob auch heute noch eine kontinuierliche und wesentliche Veränderung der klimatischen und edaphischen Standortsfaktoren stattfindet oder nicht. Die Untersuchung eines edaphischen Standortsfaktors (Bodenreaktion) zeigte nun, daß diese Frage bei genauerer Analyse für gewisse Fälle wahrscheinlich bejaht werden muß. Langlebige Calciphyten wie Rhododendron hirsutum und Dryas octopetala konnten auf Böden eugeogener Kalkgesteine, bei denen also eine relativ schnelle Auslaugung anzunehmen ist, öfters als „Kümmerformen" beobachtet werden; entsprechend der sauren Bodenreaktion ist die übrige Vegetation azidophytisch. Die vorhandenen Calciphyten stellen also offenbar Relikte calciphytischer Formationen dar; denn es ist äußerst unwahrscheinlich, daß sie sich bei einem derart sauren Boden, auf dem sie auch noch in relativ ausgewachsenem Zustand geschädigt werden, angesiedelt haben. Man könnte also, von derartigen Beobachtungen ausgehend, die Annahme einer allmählichen „Verdrängung" calciphytischer Vegetation durch Azidophyten zu stützen versuchen.

An Hand der Tabelle 19 sei schließlich auf die Thurmannsche Bodentheorie, sowie auf die „dynamische Theorie" einzelner amerikanischer Sukzessionisten (Cowles, zitiert bei Schroeter [85]) hingewiesen.

Nach Thurmann [91]) kommen Kalkpflanzen nicht nur auf Kalk vor, sondern überhaupt auf dysgeogenen Gesteinen, die physikalisch nur langsam verwittern; umgekehrt „kalkfliehende", also Azidophyten, auf eugeogenen Gesteinen. In beiden Fällen ist jedoch das Vorkommen bodensteter Pflanzen nur nach dem „Gesteinsgrund", also nach einem

bestimmten Ortsboden charakterisiert. So sehr aber auch die verschiedenen Ortsböden, also kalkreiche und kalkarme einerseits, Böden dysgeogener und eugeogener Gesteine andererseits sowohl chemische wie auch physikalische Unterschiede zeigen, so bietet doch jeder einzelne schon allein in seiner Bodenreaktion, also seinem chemischen Charakter, wie aus der Tabelle ohne weiteres ersichtlich ist, so verschiedenartige Standorte, daß er nicht als einheitlich angesehen werden kann. Deshalb konnte auch, wie schon erwähnt, eine Klassifizierung der bodensteten Pflanzen auf Grund des Muttergesteins, also der Ortsböden, wie sie Vierhapper versucht hat, kein klares Bild von ihrem Vorkommen geben. Schließlich sei zur Kritik Thurmanns und seiner Nachfolger noch darauf hingewiesen, daß extrem dysgeogene Gesteine, wie der Serpentin und Strahlstein am Rettenkopf, keine „fakultativen Kalkpflanzen" (Lundegårdh)[53], sondern mit einer einzigen Ausnahme (Saxifraga aizoon) nur Azidophyten beherbergen. Im übrigen sei auf die Kritik Schroeters[85]) und die Ergebnisse von Vogler[97]) hingewiesen.

Cowles und andere amerikanische Vertreter der „dynamischen Theorie" stellen fest, daß der Florencharakter vom Verwitterungsstadium abhängig ist. Wie wir bereits aus der Tabelle 19 ersehen haben, ist dies ohne Zweifel richtig, jedoch nur solange lediglich behauptet wird, daß durch das Verwitterungsstadium eines bestimmten Ortsbodens, nicht aber durch das Verwitterungsstadium überhaupt ein verschiedener Florencharakter gegeben ist.

Das eigentliche „Vorkommen" der dahin untersuchten bodensteten Pflanzen kann in Tabelle 19 natürlich nicht klar in Erscheinung treten. Diesem Zweck sollen deshalb besondere Zusammenstellungen der Befunde dienen (vgl. graphische Darstellung S. 114 u. 128).

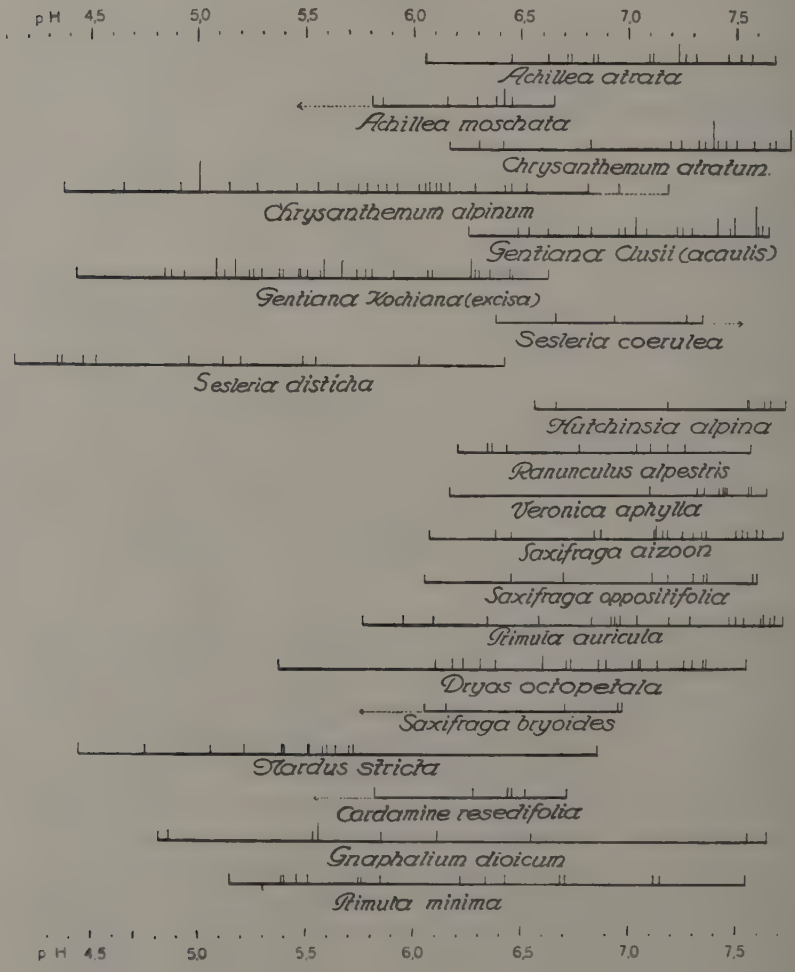
Vorkommen der häufigsten alpinen bodensteten Arten.

Um das auf bestimmte Böden beschränkte Vorkommen bodensteter Pflanzen quantitativ und möglichst objektiv so, wie es ökologisch und physiologisch von Interesse ist, darstellen zu können, kam es vor allen Dingen darauf an, für die einzelnen Pflanzen in Gebieten, wo auf Grund der Bodenverhältnisse Grenzwerte der Bodenreaktion zu erwarten waren, solche so zahlreich wie es auf Exkursionen im alpinen Gelände überhaupt möglich war, sowie zunächst unter größtmöglichster Variation der übrigen Faktoren festzustellen. Die meisten Standorte wurden mehrfach aufgesucht, um etwaige Mangelhaftigkeit der Beobachtungen, besonders der floristischen Befunde zu vermeiden. Die Pflanzen, von

denen Bodenproben genommen wurden, wurden, wenn nötig, nachbestimmt und aufbewahrt.

Graphische Darstellung des Vorkommens bodensteter alpiner Pflanzen.

Erläuterung: Die ausgezogenen Linien zeigen das durch Messungen festgestellte, die punktierten das auf Grund von Literaturangaben anzunehmende Vorkommen (bezogen auf die Bodenreaktion der Standorte) an. Die senkrechten Striche entsprechen den einzelnen pH-Messungen; ein Strich von 1,5 mm Länge bedeutet 1 Messung, von 3 mm 2 Messungen, von 4,5 mm 3 Messungen (bei einer bestimmten Bodenreaktion).



Achillea atrata wurde auf kalkärmeren Böden, auf Raibler Kalk, Raibler Schiefer mit Kalkscherben, auf Kalkglimmerschiefer und Grünschiefer (meist Diabasporphyritschiefer) bei pH 6,45—7,3, ein Keimling sogar bei pH 6,05 gefunden. Das typische Vorkommen auf den verschiedenen dysgeogenen Kalken entspricht jedoch einer Bodenreaktion von pH 7,4—7,7. Die Standorte auf Grünschiefer sind durchweg Schuttstandorte; im Gebiet des Kalkglimmerschiefers wurde A. atrata auffallenderweise nur an Bächen gesichtet, ist also hier offenbar „hygrophytisch". Da hier die Alkalinität, also auch der Kalkgehalt relativ gering ist (pH 6,62—7,27), findet hier also gerade das Gegenteil von einem „Ersatz des Faktors Kalk durch den Faktor Trockenheit" (Rübel[75]) statt, wie das für einige von Gr. Kraus[46]) untersuchten „Kalkpflanzen" zu gelten scheint. A. atrata wurde bisher allgemein als „Kalkpflanze" angesprochen, nur Kerner[43,44]) nannte sie „indifferent". Vogler[97]) fand die Pflanze nur bei einem Kalkgehalt von $> 7\%$ CaO.

Von Achillea moschata liegen nur relativ wenige Messungen vor. Die obere Grenze (gegen den Neutralpunkt) ist aber trotzdem ziemlich sicher festgestellt, da die in Frage kommenden Grenzgebiete genau abgesucht wurden und bei pH $>$ 6,6 nur mehr A. atrata gefunden werden konnte. Auf Grünschiefer erschien A. moschata überhaupt sehr selten, häufiger auf humösen Kalkglimmerschieferböden. Die untere Grenze liegt natürlich tiefer als bei dem niedrigsten festgestellten Wert pH 5,80; denn A. moschata kommt ja auch auf Gneis, Granit usw. vor, deren Böden stark sauer sind. A. moschata galt bisher, sofern man von der später noch zu besprechenden Konkurrenztheorie, der zufolge es „eigentlich" überhaupt keine „kalkscheuen" Pflanzen gibt, absieht, allgemein als „kalkfliehend".

Cardamine resedifolia besiedelt, was die Bodenreaktion betrifft, ähnliche Standorte wie Achillea moschata, wurde jedoch bis pH 6,71 beobachtet. Doch liegen hier zu wenig (insgesamt nur 6) Werte vor, um den ganzen pH-Bereich angeben zu können. Für die bisherige Diagnose gilt dasselbe wie für A. moschata.

Von Chrysanthemum alpinum kann die untere Grenze des Vorkommens annähernd fixiert werden (pH 4,37), wenn auch hier wie bei allen Azidophyten die obere Grenze naturgemäß genauer untersucht wurde. Chr. alpinum kommt typisch bis pH 6,82 vor; bei pH 6,95 weist es bereits pathologische Erscheinungen (Rötung der Blätter) auf, wie sie auch in noch stärkerem Maße bei Kultur von Chr. alpinum auf alkalischem Boden beobachtet wurden. Der Wert pH 7,18 — die hier gefundene Pflanze wies keinerlei pathogene Eigenschaften auf —

wird nur mit Vorbehalt für das „Vorkommen" von Chr. alpinum angegeben. Es handelt sich hier um einen schweren, aber steinigen Tonboden auf Raibler Kalk. Ob die in dem Boden vorhandenen kleinen Kalkscherben, die bei der Messung mit berücksichtigt wurden, auch für die Azidität der physiologisch wirksamen Bodenlösung von Bedeutung sind, konnte bei der Entnahme des Bodens von der Rhizosphäre der Pflanze nicht sicher entschieden werden. Diese eine Angabe soll also nicht dazu veranlassen, zu behaupten, daß Azidophyten oder speziell Chr. alpinum auch auf relativ kalkreichen, aber stark tonigen, also relativ nährstoffreichen Böden von relativ hoher Wasserkapazität vorkommen. Im übrigen wurde Chr. alpinum auf Granitgneis bei pH 4,37—5,00 (4 Messungen), auf Quarzphyllit und Grauwackenschiefer bei pH 5,14 bis 6,16, auf Hornblende-, Grün- und Chloritschiefer bei pH 5,00—6,82 (10 Messungen), auf Kalkglimmerschiefer bei pH 5,45—6,10 und auf Raibler Mergelsandstein bei pH 5,86—6,07 (3 Messungen) gefunden. — Chr. alpinum wurde bisher allgemein als „kalkscheu", „schieferstet" usw. bezeichnet. Die Pflanze kommt nach Hegi[35]) auch auf Kalkhornsteinböden vor. Die in Frage kommenden Standorte, hauptsächlich in den Allgäuer Alpen, wurden indes nicht begangen, so daß davon keine Bodenreaktionsmessungen vorliegen; aller Wahrscheinlichkeit nach haben aber die Standorte sauren Boden, der ja, wie aus Tabelle 19 ersichtlich ist, auf Kalkhornsteinböden durchaus nicht selten ist.

Chrysanthemum atratum kommt an ähnlichen Standorten wie Achillea atrata vor (jedoch offenbar nicht auf allzu tonarmem Boden), typisch bei pH 7,3—7,7. Saure Standorte von Chrysanthemum atratum konnten nur auf Diabasporphyritschiefer bei pH 6,19—7,24 (5 Messungen) ausfindig gemacht werden. Auf schwachsauren Böden von Hornblende-, Chlorit- und Kalkglimmerschiefer wurde nur Chrysanthemum alpinum, nicht aber Chrysanthemum atratum, gesichtet. Nach Vierhapper [96]) kommt jedoch Chrysanthemum atratum im Lungau auch auf „Kalkschiefern und Gesteinen von ähnlichem Kalkgehalt" vor. Im übrigen lautete die bisherige Diagnose, die allerdings nur von wenigen Autoren vorliegt, auf „kalkliebend" oder „Kalkpflanze".

Dryas octopetala wurde als relativ lang- und zählebiger Calciphyt, allerdings von pH 6,38 an abwärts nur mehr in Kümmerformen, bis pH 5,37 gefunden. Diese relativ stark sauren Werte gehören fast durchweg Standorten auf den eugeogenen, schnell auslaugbaren Kössener Schichten an. Die dort vorgefundenen Individuen von Dryas stellen, wie schon erwähnt, wahrscheinlich Relikte calciphytischer Formationen dar. Auch auf Hornblende- und Grünschiefer kommt Dryas bei relativ

hoher Azidität, bei pH 6,18—7,06 (6 Messungen) vor. Die Standorte von Dryas octopetala sind selten extrem alkalisch, weil die Pflanze durch Moderbildung, also durch ihr eigenes Wachstum die Azidität ihres Nährbodens erhöht, d. h. in einem für sie selber ungünstigen Sinne verändert. — Vierhapper [96]) fand Dryas „im allgemeinen nur auf Gesteinen von hohem Kalkgehalt", Vogler bei $> 1\%$ CaO, Christ [15]), Bonnier [8]), Jaccard (zitiert b. [84]) und Rhiner (zitiert b. [84]) geben an, daß Dryas in der Schweiz bodenvag sei. Inwieweit das richtig ist, sei hier nicht erörtert. Chodat [14]) fand jedenfalls Dryas in einer Schweizer „garide haute alpine" nur bei pH 6,8 und 6,9 (2 Messungen). Diese Werte besagen also gegenüber den in den aufgesuchten ostalpinen Gebieten festgestellten nichts Besonderes. Im übrigen galt Dryas bisher durchweg als Kalkpflanze, auch für Skandinavien (Th. Fries [29]) und die Karpathen (Wellenberg [84]). Wlodek und Strzemienski [103]) finden allerdings in der Tatra (Karpathen) ein „Dryadetum octopetalae" („nur auf Kalkböden") „bei pH 5,3". Die Angaben von Wlodek und Strzemienski können jedoch aus den angeführten Gründen nicht als absolut vergleichbar herangezogen werden und kommen ohnedies zur autökologischen Kennzeichnung des Vorkommens von Dryas octopetala nicht in Betracht.

Die typischen Standorte von Gentiana Clusii (= acaulis) besitzen einen pH-Wert 7,2—7,6. Eine derartige Bodenreaktion scheinen auch alle Standorte der bayrischen Hochebenen aufzuweisen (pH 7,41—7,61). In Humusböden wurde Gentiana Clusii bis pH 6,25, in Lehmböden bis pH 6,48 gefunden. Gentiana Clusii (Nr. 775) bei pH 6,48 wächst hier in einem Rasen mit Sesleria coerulea und hat viel weniger xeromorphe, d. h. harte Blätter wie sonst, also ähnlich denen von Gentiana Kochiana; im übrigen konnten jedoch keine Übergangsformen zwischen Gentiana Clusii und Gentiana Kochiana beobachtet werden. — Gentiana Clusii wird in der Literatur als „kalkstet" oder „kalkhold" angegeben.

Gentiana Kochiana (= excisa) ist typisch für Böden mit einem pH-Wert 4,5—6,0 (22 Messungen); auf dem tonreichen Raibler Kalk kommt Gentiana Kochiana jedoch auch massenhaft bis pH 6,62 vor; andere relativ schwach saure Böden fanden sich auf Serpentin (pH 6,06—6,35—6,43), auf Raibler Mergelsandstein (2 Werte bei pH 6,27) und verkarstetem Wettersteinkalk (pH 6,28). Die pH-Werte auf Kalkkonglomerat liegen für dieses Gestein auffallend niedrig, bei pH 5,08—5,66. Wie Gentiana Clusii als kalkstet, so wurde Gentiana Kochiana bisher allgemein als kalkscheu bezeichnet. Rübel [77]) gibt

jedoch Gentiana Kochiana für das Berninagebiet als bodenvag an. Eine kritische Beurteilung dieser Angabe soll später erfolgen (s. Konkurrenzfaktor!).

Gnaphalium dioicum ist weder Calciphyt noch Azidophyt; sein pH-Bereich ist 4,8—7,6. Gnaphalium dioicum erscheint zwar sehr häufig, wenn ein „Kalkboden" ausgelaugt und deshalb sauer ist, kommt aber auch auf ungedüngten Kalkschotterböden mit extrem alkalischer Reaktion vor. Gnaphalium dioicum wurde deshalb von Schroeter [85]) mit Recht als „Magerkeitszeiger" bezeichnet, wobei unter einem „mageren" Boden nicht ein humusfreier, sondern vor allem ein ungedüngter Boden gemeint ist. Die Angabe Voglers, daß Gnaphalium dioicum eine „Pflanze mittleren und hohen Kalkgehalts" (bei 1% CaO) sei, ist irreführend; Gnaphalium dioicum wurde wiederholt auch auf Tonschiefer (bei pH 5,56) und anderen sauren Gesteinen, sowie bei pH 4,82 und 4,87 beobachtet.

Von Hutchinsia alpina (non brevicaulis!) sind nur wenige Werte vorhanden; typisch sind natürlich entsprechend dem Vorkommen auf steinigen Kalkböden pH-Werte zwischen 7,5 und 7,7; niedrigere Werte als pH 6,56 konnten nicht gefunden werden. Hutchinsia alpina gleicht deshalb als Calciphyt im wesentlichen Achillea atrata und Chrysanthemum atratum. Die bisherige Diagnose lautete durchweg auf „kalkstet".

An dem Beispiel von Nardus stricta (s. hierzu auch 18) soll gezeigt werden, daß auch die Bodenreaktion der Rhizosphäre einer einzigen Pflanze durchaus nicht eine konstante Größe darstellt. So wurde ein Fall beobachtet, wo die Wurzeln von Nardus in einem Hornsteinkalkboden ein mehrschichtiges Bodenprofil durchlaufen. Die pH-Differenzen erwiesen sich jedoch als geringer als man auf Grund des durch die Bodenfärbung sichtbaren verschiedenen Auslaugungsgrades hätte annehmen können: nur der Oberboden (oberster Teil der Rhizosphäre) zeigte eine deutliche Abweichung (pH 5,21) gegenüber der Azidität der tieferen Horizonte (pH 5,58—5,72). Nardus stricta galt bisher als „kalkfliehend" und kommt nach Schroeter auch auf Serpentin vor.

Primula auricula fällt als Calciphyt durch die stellenweise äußerst niedrigen pH-Werte ihrer Standorte auf. Solche fanden sich für lehmige Böden auf Grünschiefer (bei pH 6,00) und Hornsteinkalk (pH 5,95) sowie für humöse Böden auf Kössener Kalk (pH 5,77—6,09). Die typischen Werte sind freilich auch für Primula auricula pH 7,3—7,7. Im Dachauer Moor wurden an den (nicht mehr allzu zahlreichen) Standorten von Primula auricula pH-Werte von 6,83—7,68 ermittelt. Auch

die anderen Standorte der bayerischen Hochfläche scheinen vorwiegend alkalische Böden zu sein. Auf Kalkglimmerschiefer wurde Primula auricula, begreiflicherweise nur an Felsstandorten (andere Standorte sind hier wesentlich saurer und tragen eine azidophytische Vegetation) bei pH 7,03—7,62 (5 Messungen) vorgefunden. Wenn Primula auricula auch auf Grund obiger Befunde in geringerem Grade bodenstet ist als die anderen Calciphyten, so wurde sie bisher doch allgemein als „Kalkpflanze" eingeschätzt, was natürlich nicht viel besagt, da ja die meisten erwähnten sauren Standorte als „Kalkböden" angesprochen werden könnten.

Primula viscosa, die „vikariierende" Art zu Primula auricula kam in den untersuchten Gebieten nicht vor.

Primula minima ist ebensowenig als „bodenstet" zu charakterisieren wie Gnaphalium dioicum, wenn sie auch ganz andere Standorte besiedelt als diese. Primula minima konnte auf Kalkglimmerschiefer auch noch bei pH 7,55 festgestellt werden, ist also nicht durchweg „kalkfliehend", wie Benz[6]) für die Lavanttaler Alpen angibt. Auffallenderweise wurde Primula minima nirgends auf eigentlichen Kalkgesteinen gefunden. Von Hegi[35]) wird die Pflanze jedoch für die Salzburger Alpen, die fast nur aus Kalkgesteinen aufgebaut sind, angegeben. Welche Bodenreaktion an den dortigen Standorten („Felsritzen, Alpenwiesen, humöse Anhäufungen") vorhanden ist, ist nicht bekannt. Nach Vierhapper[96]) kommt Primula minima im Lungau „auf kalkfreien oder kalkarmen Gesteinen, selten über Kalk" vor.

Von Ranunculus alpestris, einer im allgemeinen als Kalkpflanze angesprochenen bodensteten Pflanze, gibt Vierhapper an, daß sie im Lungau auf Gesteinen mit hohem Kalkgehalt, selten auf kalkarmem Substrat vorkomme. Die Pflanze wurde jedoch häufig auch auf Kalkglimmerschiefer bei pH 6,20—7,17 (4 Messungen), auf Grünschiefer bei pH 6,34—7,10 (3 Messungen), sowie auf Raibler Schiefer mit Kalkscherben und Berieselung durch kalkhaltiges Wasser bei pH 6,77—7,26 festgestellt. Von den typischen Standorten (pH 7,4—7,7) liegen nur wenige Messungen vor.

Saxifraga aizoon ist der einzige Calciphyt, der auch auf den beiden „basischen", an den betreffenden Standorten $CaCO_3$-freien „Urgesteinen", Chloritschiefer (pH 6,08—6,87) und Strahlstein (pH 6,38), beidemal allerdings ganz vereinzelt nachgewiesen wurde. Es besagt das aber noch nicht, daß Saxifraga aizoon in geringerem Grade bodenstet sei als die übrigen Calciphyten; denn sie schützt offenbar durch ihren dichten polsterförmigen Wuchs ihren Nährboden vor Auslaugung und

führt ihm durch ihre Kalkausscheidungen immer wieder neue Kalkmengen zu; die Pflanze wurde deshalb, abgesehen von den schon erwähnten Fällen, auf saurem Boden auch auf Hornblendeschiefer, manchmal sogar in einem Loiseleuriagesträuch, bei pH 6,45 und 6,84 vorgefunden. Bei dem oben angegebenen Wert 6,08 handelt es sich um ein losgerissenes Polster, dessen Boden also schon unnatürlich stark ausgelaugt gewesen sein mag. Im übrigen war der Boden von Saxifraga aizoon auch auf relativ kalkarmen Gesteinen durchweg alkalisch. Saxifraga aizoon ist also ein Calciphyt, wenn auch von besonderer Art. — Vogler[97]) gibt die Pflanze für Böden mit $>$ 1% CaO an, während sie nach Schroeter[84]) und Vierhapper[96]) auf allen Gesteinen, aber mit einer „Vorliebe für Kalk" vorkommt. Es sei noch erwähnt, daß die Pflanze nach Th. Fries[29]) in Skandinavien „kalkstet" ist.

Von Saxifraga bryoides liegen nur wenig Messungen vor, welche nur zu dem Zwecke angestellt wurden, die obere Grenze sicher festzulegen. Diese scheint sowohl auf Kalkglimmerschiefer als auch auf Grünschiefer in der Nähe des Neutralpunktes (pH 6,96 bzw. 6,98) zu liegen. — Nach Vierhapper[96]) kommt Saxifraga bryoides „auf Kalkschiefer und kalkfreien Gesteinen", nach Sendtner[86]) merkwürdigerweise auch „auf Manganoxyd", nach Vogler bei 2,5% CaO vor. Die angegebenen Grenz-pH-Werte zeigen, daß Saxifraga bryoides als Azidophyt anzusprechen ist.

Als Saxifraga oppositifolia, deren Vorkommen hier kurz charakterisiert werden soll, lag in keinem der untersuchten Fälle Subspezies Rudolfiana oder blepharophylla oder eine andere Nebenform, sondern stets die typische, im allgemeinen als „kalkstet", nur von Christ[15]) für die Schweiz als „bodenvag" taxierte Form vor. Sie hat infolge ihrer anderen, nicht polsterförmigen Wuchsform in viel geringerem Grade wie Saxifraga aizoon die Fähigkeit, ihren Boden vor Auslaugung zu schützen und ihn so kalkreich zu erhalten. Die Pflanze wurde dementsprechend auf Kalkglimmerschiefer, Grünschiefer und Hornblendeschiefer wiederholt auf schwach saurem Boden (bis pH 6,05) vorgefunden. — Nach Vogler[97]) kommt die Pflanze, entgegen der Diagnose von Christ, nur auf Böden mit $>$ 7% CaO vor (Albulapaß, Schweizer Alpen), nach Vierhapper[96]) „auf Gesteinen mit hohem Kalkgehalt, selten auf kalkarmem Substrat". In Skandinavien scheint sie nach Th. Fries „kalkstet" zu sein.

Von Sesleria coerulea sind nur Grenzwerte für die untere Grenze gemessen worden, der niedrigste Wert (pH 6,38) wurde von einem Standort auf Diabasporphyritschiefer ermittelt, auf dem auch

Sesleria disticha bei beinahe derselben Bodenreaktion (pH 6,42) vorhanden war. Sesleria coerulea gilt im allgemeinen als extrem kalkstet. Auch Chodat[14]) findet Sesleria coerulea nur bei pH 7,2—7,3 (4 Messungen). Damit dürfte auch das typische Vorkommen (schätzungsweise bei pH 7,2—7,6) charakterisiert sein. Von Sendtner[86]) wird Sesleria coerulea als „Natronpflanze" bezeichnet; die dafür angeführten Beweisgründe sind jedoch meines Erachtens nicht ausreichend.

Im Gegensatz zu Sesleria coerulea wird Sesleria disticha von Schroeter[85]) einer der wichtigsten „Kalkflieher" genannt. Die Diagnose anderer Autoren lautet ähnlich. Sesleria disticha kommt auch tatsächlich, von wenigen Ausnahmen (bei pH 6,42 auf Grünschiefer, bei pH 6,02 auf Chloritschiefer) abgesehen, selbst auf Ca-haltigen Gesteinen nur bei stark saurer Bodenreaktion vor. Dies dürfte auch für die von Hegi[35]) angegebenen, allerdings „sehr seltenen" Standorte „auf Kalkhornstein" der Fall sein, wenn diese auch nicht auf ihre Bodenreaktion geprüft werden konnten. Vogler fand Sesleria disticha nur auf Böden mit $<0{,}8\%$ CaO.

Veronica aphylla, nach den Angaben in der Literatur eine „Kalkpflanze", nach Vierhapper eine Pflanze, die „auf Gesteinen mit hohem Kalkgehalt" vorkommt, wurde auffallenderweise nur in einem einzigen Fall (auf Kalkglimmerschiefer bei pH 6,17) bei schwachsaurer, sonst stets auch auf kalkarmen Gesteinen bei alkalischer Bodenreaktion gefunden. Bei ausgedehnteren Beobachtungen könnte jedoch diese Lücke (zwischen pH 6,17 und 7,10) aller Wahrscheinlichkeit nach ausgefüllt werden; sie ist deshalb sicher nur „zufällig" und nicht durch ein „doppeltes Wachstumsoptimum" bedingt. Durch die vorliegenden Untersuchungen sollten ja im allgemeinen nur die Grenzen des Vorkommens, in einigen besonders klaren Fällen die „typische" Bodenreaktion bestimmt werden.

Es wurden nun noch von den Standorten anderer mehr oder weniger bodensteter Pflanzen Aziditätsmessungen ausgeführt, die aber wegen ihrer Unvollständigkeit nicht zur graphischen Darstellung des Vorkommens verwertet werden konnten und deshalb hier nicht alle näher besprochen werden sollen; es sei vielmehr auf die diesbezüglichen Angaben in Tabelle 19 verwiesen. Einige besonders interessante Befunde verdienen jedoch eingehender dargestellt zu werden.

Pteridium aquilinum galt bisher allgemein als „kalkfliehend". Auch nach Gr. Kraus[46]) kommt die Pflanze wohl in Kultur, nicht aber an natürlichen Standorten „auf Kalkboden" vor. Schon F. Chodat[14]) gibt jedoch für Pteridium aquilinum auf Grund von 5 Messungen eine

pH-Amplitude von 5,5—7,6 an. Diese Feststellung kann dahin erweitert werden, daß die Pflanze auch in unserem ostalpinen Gebiet bei alkalischer Bodenreaktion (pH 7,02—7,62—7,66) vorhanden ist.

Saxifraga aizoides soll in Skandinavien[29]) kalkstet, sonst aber bodenvag sein. Wahrscheinlich auf Grund unzureichender Beobachtungen konnten saure Standorte nicht oder nur sehr selten (pH 6,85 und 6,91) ermittelt werden. Da Saxifraga aizoides nach allerdings nicht quantitativ festgelegten Beobachtungen auf alkalischen Böden auch bei Trockenheit des Standorts, sonst aber nur „in Quellfluren, auf berieseltem Schutt und Sand" (Schroeter), sowie auf „feuchten mergeligen Böden" (Sendtner) zu finden ist, weist sie eine gewisse Ähnlichkeit mit Achillea atrata (s. oben) auf, doch wurde diese Frage nicht näher untersucht; es soll nur auf das ökologisch vielleicht interessante Problem des Vorkommens hingewiesen werden, wobei auch einige Ergebnisse der mit Saxifraga aizoides angestellten Keimversuchen zu berücksichtigen wären.

Veronica alpina gilt zwar allgemein als bodenvag, auch für Skandinavien, bei Benz[6]) jedoch als „kalkfliehend" und bei Sendtner[86]) als „Kalkpflanze"; die beiden letzten Angaben sind offenbar irreführend: denn Veronica alpina wurde auf Raibler Schiefer bei pH 5,86, auf Grünschiefer bei pH 5,27—5,36 und auf Kalkglimmerschiefer bei pH 6,35 bis 7,03, andererseits aber auch zahlreich in einer Mure im Oberraintal auf Wettersteinkalkgeröll bei pH 7,66 vorgefunden.

Vorkommen der ostalpinen Rhododendron-Arten.

Das Vorkommen der Rhododendren wurde deshalb näher wie das der übrigen bodensteten Pflanzen untersucht, weil bei ihnen zuerst die Mangelhaftigkeit der Bezeichnungen „Kalkpflanze", „Kieselpflanze", „kalkfliehend", „kalkliebend" erkannt und als gemeinsames Merkmal der verschiedenen Standorte von Rhododendron ferrugineum ein saurer Boden vermutet wurde. Diese Vermutung hat sich dann auch, von wenigen Ausnahmen, die noch besprochen werden sollen, abgesehen, durchaus bestätigt. Sowohl die „Urgesteinsböden" als auch die „Moderböden auf Kalk" besitzen eine bestimmte Bodenreaktion, die im allgemeinen von der an den Standorten von Rhododendron hirsutum abweicht. Zur Kennzeichnung des Vorkommens der alpinen Rhododendren sollen die einzelnen Standorte auf den verschiedenen Ortsböden näher beschrieben und die gefundenen pH-Werte, soweit erforderlich, diskutiert werden.

I. Böden dysgeogener Kalke wurden hauptsächlich auf Wettersteinkalk, Plattenkalk, Hauptdolomit, paläozoischem und tonarmem Kössener (Lithodendron-)Kalk untersucht. Für diese Böden ist

typisch, daß auf ihnen Rhododendron ferrugineum (im folgenden als Rh. f. abgekürzt) und Rhododendron intermedium (Rh. i.) nur dann zu finden sind, wenn sich, meist an schattigen, kalten Nord- und Nordosthängen, wo die Humuszersetzung besonders langsam vor sich geht, ferner zwischen Blöcken an Stellen alter Bergstürze sowie auf Gräten und Rücken, meist durch die Anwesenheit eines „Pinetum montanae" reichlich ungesättigter, saurer „Moder" angesammelt hat. Rhododendron hirsutum (Rh. h.) fehlt hier durchaus nicht; bei oberflächlicher Beobachtung könnte man meinen, beide Rhododendren (Rh. f. und h.) hätten hier dasselbe Substrat; wie aber schon Nägeli[63]) bemerkt hat, gehören ihre Rhizosphären verschiedenen Bodenschichten an; die Rhizosphäre von Rh. f. liegt stets in dem wenig zersetzten braunen Moder der oberen Schichten, die von Rh. h. fast ohne Ausnahme in dem schwarzen, meist neutralen bis schwach alkalischen Moder unmittelbar auf dem anstehenden Kalkfels. Die Tiefe der Humusschicht ist an den Standorten von Rh. f. stark wechselnd, sie kann überhaupt nicht zur Charakterisierung der Standorte verwandt werden, weil es sich nie um eine „Moderdecke" handelt; so ist z. B. im Raum zwischen Kalkblöcken und in Klüften mehr deren Durchmesser als die Tiefe der Moderlage (mit Hilfe eines Erdbohrers wurden 10—150 cm gemessen) maßgebend. Rh. i. hat seine Rhizosphäre im allgemeinen in ganz ähnlicher Lage wie Rh. f.

Dementsprechend wurde für Rh. f. auf Kössener Kalk ein pH-Bereich von 4,67—5,74 (6 Messungen), für Rh. i. von pH 4,36—6,90 (14 Messungen) festgestellt; auf Hauptdolomit fand sich Rh. f. bei pH 5,50—6,02, Rh. i. bei pH 6,76; die obere Grenze liegt also für Rh. i. jeweils höher als für Rh. f. Auf Wettersteinkalk wurde Rh. f. bei pH 5,01—5,73, auf paläozoischem Kalk überhaupt nicht gefunden.

Rh. h. besiedelt auf dysgeogenen Kalkgesteinen nicht nur Moder-, sondern auch Lehmböden, erstere bei pH 6,27—7,65 (31 Messungen), letztere bei pH 6,96—7,56 (13 Messungen).

II. Die Lehmböden auf tonreichen, eugeogenen Kalkgesteinen, wie Raibler Kalk und Kössener Mergelschiefer, werden bedeutend saurer; es fand sich deshalb hier auch Rh. f. (bei pH 4,68 bis 5,66) und Rh. i. (bei pH 5,90—6,10). Rh. h. „begnügt sich" hier häufig mit einem schwachsauren Boden (pH 6,08—7,35).

Für Rh. i. lag also bisher die obere Grenze durchweg höher (Höchstwert pH 6,90) als für Rh. f. (Höchstwert pH 6,02). Der niedrigste Wert für Rh. h. war 6,08 (Kössener Mergelschiefer).

III. Komplizierter werden die Verhältnisse auf Kalkkonglomerat und Hornsteinkalk. Bei dem erstgenannten Gestein handelt es sich geologisch um das sogenannte „Grundkonglomerat der alpinen Trias", welches im Norden der Kitzbühler Alpen ziemlich verbreitet ist. Das Bindemittel ist tonig und stark eisenschüssig (rot) und in reichlicher Menge vorhanden. Auffallend ist, daß Rh. h. hier allgemein bei einer durchaus untypischen Bodenreaktion gefunden wurde.

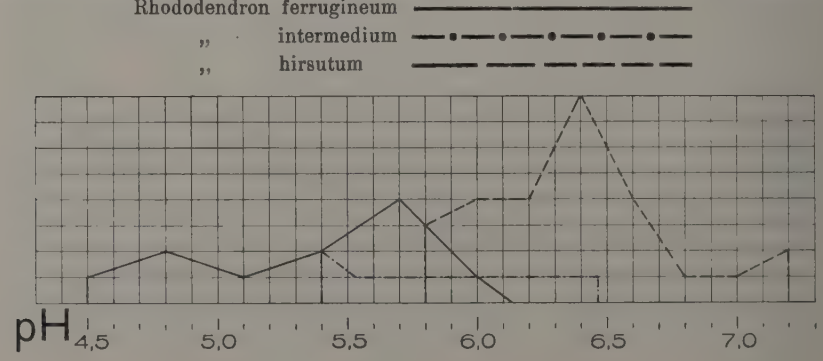
Die untersuchten Standorte liegen relativ tief (1240—1570 m) und stellen N- und NW-exponierte mäßig steile Hänge dar. In einem Fall trägt der Hang (nördlich vom Schattberg unweit von Kitzbühel in Tirol) ein fast reines „Rhodoretum hirsuti"; reichlich vorhanden ist Nardus stricta (bis pH 6,87) und Calluna vulgaris (bei pH 6,57 und 6,62), vereinzelt auch Rh. i. bei pH 5,40—6,47 (5 Messungen) und Rh. f. bei pH 4,50—5,72 (6 Messungen).

Beiläufig soll mitgeteilt werden, daß sich hier vereinzelt eine Form von Rhododendron hirsutum fand, die mit der bisher[35b]) nur von zwei Standorten (Oberösterreich und Südtirol) bekannten f. dryadifolium (Murr pro var.) identisch sein dürfte.

In einem anderen Fall (unterhalb vom Hahnenkamm bei 1550 bis 1570 m) überwiegt Rh. f. bei pH 4,67—6,13 (5 Messungen); hier wurde Rh. h. bei pH 6,31 und 6,62, auf dem erstgenannten Standort jedoch bei pH 5,78—7,23 (44 Messungen) mit einem deutlichen Häufigkeitsmaximum bei pH 6,4 (s. Kurvenbild) gefunden.

Graphische Darstellung des Vorkommens von Rhododendron hirsutum, Rhododendron intermedium und Rhododendron ferrugineum auf Kalkkonglomerat.

Erläuterung: Die von Rhododendron hirsutum zur Verfügung stehenden pH-Werte wurden auf pH 5,8—6,0—6,2 usw., die von Rhododendron ferrugineum auf pH 4,5—4,8—5,1 usw. abgerundet. Eine Ordinateneinheit bedeutet 1 Messung.



Eine Bodenreaktion von pH $<$ 6,4 wurde auch von anderen Rh. h.-Standorten, wie schon erwähnt, auf Kössener Mergel (pH 6,08 und 6,29), auf Kössener Kalk (pH 6,27), außerdem auf Hornsteinkalk (pH 6,32 und 6,38) und auf Chloritschiefer bei **pH 5,67** und 5,81 nachgewiesen.

Ein diesen Standorten eigenes gemeinsames besonderes Merkmal konnte nicht ausfindig gemacht werden. Da die Kalkkonglomeratstandorte relativ tief gelegen sind, könnte man an eine „geringe Ausprägung der Bodenstetigkeit außerhalb des klimatischen Ungunstgebietes" (Schroeter, Vogler) denken. Die Chloritschieferstandorte liegen jedoch bei 1770 m, die Hornsteinkalkstandorte sogar bei 1870 m. Wie in den Böden die Konzentration der anderen Ionen ist, ob also ein „Ionenantagonismus" in Betracht kommt, kann mit den heutigen Hilfsmitteln nicht exakt bestimmt werden; bei den Kalkkonglomerat- und Chloritschieferböden handelt es sich um rote bzw. braune Lehmböden, auf Kössener Mergel um Tonböden, auf Kössener Kalk um einen Moderboden (bei pH 6,27 liegt hier nur ein Teil der Rhizosphäre des betreffenden Strauchs, ein anderer liegt bei pH 6,67) und endlich auf Hornsteinkalk um kieselige, schwach lehmige Steinböden. Auf allen genannten Standorten ist, beinahe in Rhizosphärengemeinschaft, auch Rh. f. und Rh. i. vorhanden. An eine „Konkurrenzlosigkeit im Sinne Nägelis" ([63], s. später) ist also am allerwenigsten zu denken. Vielleicht — doch handelt es sich hier um eine bloße Vermutung — waren die Standorte zur Zeit der Besiedelung, also zur Zeit der geringsten Resistenz einer Pflanze gegen ungünstige Kulturbedingungen weniger stark sauer als heute; denn es handelt sich fast durchweg um leicht auslaugbare Böden eugeogener Gesteine. Diese Befunde im Grenzgebiet des pH-Bereiches von Rh. h. sollen hier, wo es sich lediglich um Fixierung des Vorkommens handelt, nicht näher diskutiert werden; es soll nur auf ihre Wichtigkeit für eine Charakterisierung bodensteter Pflanzen hingewiesen werden.

IV. Es ist nun noch bei der Darstellung der Hornsteinkalkstandorte die obere Grenze von Rh. f. und Rh. i. festzustellen. In Betracht gezogen wurden die Hornsteinkalkböden im Gebiet der Rotwand (Schlierseer Berge, Bayerische Alpen). An der Nordflanke finden sich hier Steilformen, an den Südflanken flachere Hänge. Dieser Gegensatz, der, wenn auch wenig beachtet, so doch äußerst charakteristisch für die Berge der Kalkvoralpen ist, äußert sich auch in einem Gegensatz der Boden- und Vegetationsverhältnisse. An den Südflanken wurde (auf Hornsteinkalk) durchweg saurer Boden gefunden; Rh. h. fehlt hier,

neben Rh. f. ist aber auch Rh. i. vorhanden. Irgendein gesetzmäßiger Gegensatz der Standorte von Rh. f. und Rh. i. konnte hier nicht festgestellt werden; die gemessenen pH-Werte sind für Rh. f. 4,07—5,78 (11 Messungen) und für Rh. i. 4,38—5,25 (6 Messungen). Neben den Rhododendren finden sich hier zahlreich, meist bestandbildend Nardus stricta (bei pH 4,44—5,72), Calluna und Vaccinien.

Im Gegensatz zu den Rotwandsüdflanken, wo die Veränderung des Bodens hauptsächlich ein Werk allerdings noch nicht überall gleich stark angreifender jugendlicher Erosion ist, besitzen die Nordflanken steile, labile Gehänge, deren Böden im wesentlichen durch Denudation des wegen seiner chemischen Inhomogenität eugeogenen Felsens sowie durch Auslaugung gebildet werden. Den vorhin erwähnten Nardusrasen mit Rh. f. und Rh. i. entsprechen hier in tieferen Lagen, wo das Gestein nicht mehr direkt ansteht, Rasen mit Sesleria coerulea (pH 6,93—7,27), Dryas octopetala (pH 7,17) und Rh. h. (pH 7,25). Noch weiter unterhalb dieser Rasen wird der Fein- und Grobschuttboden durch stärker ausgelaugten Feinschutt- und Sandboden ersetzt; hier (bei pH 5,06) erscheint dann wieder bestandbildend Nardus stricta und Rh. f. (bei pH 5,43).

Am Rotwandgrat, wie auch wenige Meter unterhalb des Gipfels, an dem Steig, der zum Miesing führt, wurde nun Rh. f. auf Steinboden, stellenweise unmittelbar auf den anstehenden Kalkhornsteinbänken bei auffallend geringer Azidität (bis pH 7,26) festgestellt. Daneben fanden sich aber auch schon stark saure Werte (pH-Bereich auf Grund von 15 Messungen 4,37—7,26), hauptsächlich dort, wo der äußerst labile Boden durch andere Pflanzen, manchmal sogar durch Sphagnumpolster, gefestigt war. Warum nun hier für Rh. f. so hohe pH-Werte (6 Werte über pH 6,3) gefunden wurden, kann verschiedene Gründe haben. Einmal könnte man sagen, es wurde bei der angewandten Methode eine ganz andere Bodenreaktion gemessen als die physiologisch wirksame; in der Rhizosphäre der Pflanzen wird der vorhandene Kalk durch die reichlich vorhandene ungebundene Kieselsäure adsorbiert und neutralisiert; in der Bodenaufschwemmung jedoch löst sich mehr Kalk, als unter natürlichen Verhältnissen in der Rhizosphäre zur Geltung kommen kann und es ergibt sich so ein höherer pH-Wert. Wahrscheinlicher ist jedoch die auf Grund direkter Beobachtung gewonnene, daß hier „sekundäre", d. h. infolge der Labilität des Gehänges mit Kalkschutt teilweise „verschüttete" Standorte (Rhizosphären) vorliegen, deren Bodenreaktion also bei ihrer Ansiedlung ursprünglich saurer war und später — vielleicht auch infolge anthropogener Einflüsse; denn es handelt sich hier um viel begangene Plätze — künstlich erhöht wurde. Die Nähr-

wurzeln der hauptsächlich in Frage kommenden Sträucher waren auch tatsächlich ziemlich rudimentär ausgebildet, was eine Schädigung durch die relativ alkalische bzw. neutrale, „sekundäre" Bodenreaktion vermuten läßt.

V. Im übrigen wurden an den Standorten von Rh. f. schwachsaure (pH $>6{,}3$) bis neutrale Böden auch auf Serpentin **(pH 7,03)** und Strahlstein (pH 6,37—6,38—6,57), auf Kalkschimmerschiefer (pH 6,33 und 6,47) und Grünschiefer (pH 6,33 — 6,73 — 6,87) ermittelt.

Rh. h. konnte außer auf den schon beschriebenen Standorten nur auf Kalkglimmerschiefer (bei pH 7,31—7,43), Rh. i. auf Kalkglimmerschiefer (pH 5,43) und Grünschiefer (pH 5,88), sowie auf Raibler Schiefer (pH 4,36—5,75) festgestellt werden.

Das Vorkommen von Rh. f. auf Amphibolit bei pH 5,40 und Buntsandstein bei pH 5,59 bietet nichts Bemerkenswertes.

Rh. intermedium hat in seinem Vorkommen weit mehr Ähnlichkeit mit Rh. f. als mit Rh. h. Wie für Rh. f., so finden sich auch für Rh. i. alkalische Werte nur für Hornsteinkalk. (Diese Werte sind nur mit Vorbehalt für das „Vorkommen" in Betracht zu ziehen und sollen deshalb auch bei der Zusammenfassung nicht berücksichtigt werden.) Irgendeine Differenzierung der verschiedenen Formen von Rh. i. auf bestimmte Böden konnte nicht festgestellt werden. Formen, die Rh. f. näher stehen (>50 Drüsenschuppen pro Flächeneinheit), wurden bei pH 4,67—6,78, solche, die mehr Ähnlichkeit mit Rh. h. haben (20—50 Drüsenschuppen pro Flächeneinheit, mehr Haare), bei pH 4,36—7,54 (bzw. 6,83) vorgefunden. Die Frage, ob es sich bei Rh. i. wirklich um Bastarde handelt, was bisher noch nicht vollständig bewiesen wurde, konnte natürlich durch die geschilderten Beobachtungen nicht gefördert werden.

Die Hauptverbreitung, wie sie graphisch unter Ausschluß aller (methodischen) Einseitigkeiten (bei der verschiedenen Berücksichtigung der einzelnen Standorte) auf Grund von insgesamt 222 Messungen dargestellt wurde, liegt für Rh. f. ungefähr bei pH 5,5, für Rh. i. bei pH 5,8, für Rh. h. dagegen deutlich bei pH 7,3.

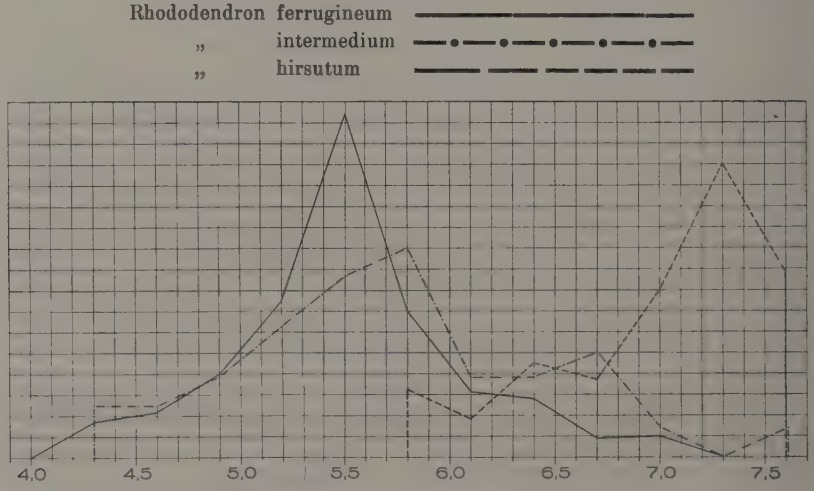
Rhododendron ferrugineum und Rh. intermedium sind also eindeutige Azidophyten, Rh. hirsutum Calciphyt.

Es wird oft (Schroeter[84])) angegeben, daß Rh. f. „weniger wählerisch" sei als Rh. h. Diese Annahme beruht jedoch auf einer qualitativen, geologischen Analyse der Standorte und kann daher nicht entscheidend sein. Jedenfalls sind die einander entsprechenden Grenzwerte,

für Rh. h. bei pH 5,67, für Rh. f. bei pH 7,26 (bzw. 7,03), wie aus der graphischen Darstellung des Vorkommens leicht ersichtlich ist, ungefähr in gleicher Weise von den Werten des Hauptvorkommens entfernt.

Graphische Darstellung des Gesamtvorkommens von Rhododendron hirsutum, Rhododendron intermedium und Rhododendron ferrugineum.

Erläuterung: Die einzelnen „Ortsböden" fanden in der graphischen Darstellung des Vorkommens der Rhododendron-Arten, da von ihnen eine sehr verschieden große Anzahl von Messungen vorlag, zur Kennzeichnung des Gesamtvorkommens gleiche Berücksichtigung; d. h. es wurde bei Feststellung des Ordinatenwertes so verfahren, als ob von jedem Ortsboden eine gleiche Anzahl von Messungen gemacht worden wäre; so lagen z. B. von Rhododendron hirsutum insgesamt 88 Messungen vor; da sie auf 11 verschiedene Ortsböden verteilt waren, ergab sich für jeden ein Anteil von 8 Messungen (88 : 11); waren jedoch z. B. von den Böden auf Kössener Kalk in Wirklichkeit 16 Messungen vorhanden, so wurde jede nur halb (0,5 Ordinateneinheiten) berücksichtigt; umgekehrt wurde bei Vorhandensein von nur 4 Messungen jede doppelt (also mit 2 Ordinateneinheiten) berücksichtigt. — Die einzelnen zur Verfügung stehenden pH-Werte wurden auf pH 4,0—4,3—4,6—4,9 usw. aufgerundet.



In geobotanisch-geographischer Hinsicht ergab sich aus der Untersuchung des Vorkommens der Rhododendren, daß Humusansammlung und Bodenbildung, abgesehen von den klimatischen Faktoren, ebenso von geomorphologischen wie von geologisch-petrographischen Verhältnissen abhängig sind. Dementsprechend sind auch die bodensteten Vegetationsformen, sofern man den Klimafaktor eliminiert, nicht nur ein Abbild der geologisch-petrographischen, sondern auch der geomorphologischen Verhältnisse. Wie auf dem Hornsteinkalk der Rotwand,

so sind auch auf anderen eugeogenen Kalkgesteinen, z. B. auf Kössener Mergel und auf Raibler Kalk, die Böden relativ ausgeglichener, flacher Hänge saurer, die Vegetation ausgesprochener azidophytisch als an labilen, steilen Hängen.

Die Bedeutung des Konkurrenzfaktors für das Vorkommen bodensteter Pflanzen.

Die Wirkungsweise des Konkurrenzfaktors, der jedes Mal in einer Verdrängung „schwächerer" Individuen durch „stärkere" besteht, soll kurz charakterisiert werden. Man kann drei verschiedenartige, meist freilich nicht experimentell bewiesene, sondern nur theoretisch dargestellte Äußerungen des Konkurrenzfaktors unterscheiden.

1. Die Pflanzen verdrängen sich in einem direkten „Kampf ums Dasein"; durch Ausscheidung von Stoffwechselprodukten [Küster[48]) u. a.], überhaupt durch Wurzelausscheidungen werden bestimmte andere „schwächere" Pflanzen von einem Standort vertrieben. Nach Withney (zitiert bei Schroeter[85])) und anderen amerikanischen Forschern spielt dieser „chemische Konkurrenzfaktor" für die Verteilung der Pflanzen, also auch für die Frage der Bodenstetigkeit, eine größere Rolle als edaphische und klimatische Faktoren.

2. Gewisse Pflanzen nehmen anderen, „im Daseinskampf schwächeren" Individuen die klimatischen und edaphischen Standortsbedingungen dadurch, daß sie das Klima, speziell das Lichtklima, und den Boden, besonders durch Rohhumusbildung verändern und so die „schwächeren" Pflanzen, denen diese veränderten Standortsbedingungen nicht mehr zusagen, verdrängen. Es ist daraus ohne weiteres ersichtlich, daß dieser „biotische Konkurrenzfaktor" (Rübel[75])) dem klimatischen und edaphischen nicht als gleichwertig gegenüberzustellen ist, da seine Wirkungsweise ja selbst klimatisch oder edaphisch ist.

3. Die dritte Art der Konkurrenz ist für unsere Frage am wichtigsten, da sie die Konkurrenz im Sinne Nägelis[63]) darstellt und mit ihr immer wieder die Erscheinung der Bodenstetigkeit alpiner Pflanzen gedeutet wird. Ihre Wirkungsweise soll deshalb eingehender geschildert werden.

Bei seinen Ausführungen über die Bedeutung der Konkurrenz für das Vorkommen bodensteter Pflanzen hebt Nägeli (S. 173) ausdrücklich hervor, daß vikariierende Arten, d. h. nahe verwandte Arten, die man im allgemeinen auf verschiedenartigen Böden findet, physiologisch durchaus nicht gleichwertig sind. Für die Verbreitung einer in irgendeinem Sinn bodensteten Pflanze entscheidet jedoch nach Nägeli

nicht allein ihr ernährungsphysiologischer Charakter, ihr „Angepaßtsein" an bestimmte Standorte, sondern auch das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein von „konkurrierenden Pflanzen", die dem Standort besser angepaßt sind als jene. Bei fehlender Konkurrenz kann also z. B. Achillea atrata, die an und für sich einem Kalkboden angepaßt ist, auch auf „Schieferböden" vorkommen. Die Konkurrenz, so wie sie Nägeli schildert, beruht nicht auf einer chemischen oder biotischen Wirkungsweise, sondern lediglich auf Verminderung der Keimplätze durch die dem Standort besser angepaßten und deshalb ausbreitungsfähigeren Arten. Die schlechter angepaßte, weniger ausbreitungsfähige Art (in obigem Beispiel Achillea atrata) wird allmählich von der vikariierenden (Achillea moschata), aber — und das soll hier ausdrücklich betont werden, da es in Nägelis Ausführungen nicht sehr scharf hervortritt und deshalb nicht beachtet wurde — auch von allen anderen besser angepaßten Pflanzen „verdrängt". Eine Verdrängung der einen Art (A. atrata) hat aber zur Voraussetzung, daß der betreffende Standort („Schieferboden") wirklich einmal von ihr besiedelt war. Nägeli selbst untersucht diese Frage der genetischen (und soziologischen) Geobotanik nicht; er nimmt vielmehr als Voraussetzung der Verdrängung einen nur gedachten Fall an, nämlich eine künstliche Anpflanzung von Achillea moschata und ebenso vielen Individuen von A. atrata auf einem „Schieferboden". A. atrata stirbt hier nach Nägeli infolge seiner durch die Kalkarmut des Standorts bedingten geringeren Resistenz und Ausbreitungsfähigkeit allmählich aus und wird infolgedessen von der dem Standort besser angepaßten A. moschata, für deren Ausbreitung kein Hindernis vorhanden ist, „verdrängt". Ob nun aber in Wirklichkeit am natürlichen Standort derartige Verdrängungen eine Rolle spielen, soll zunächst noch als problematisch gelten.

Im Gegensatz zu dem oben geschilderten Fall der Konkurrenz zwischen A. moschata und A. atrata schildert Nägeli eine andere Möglichkeit, wo A. moschata (die einer im Konkurrenzkampf von A. atrata verdrängten A. moschata physiologisch völlig gleichwertig sein soll) in einer Gegend, in der A. atrata fehlt, einen kalkreichen Standort besiedelt. Hier kann sich A. moschata behaupten, weil, wie Nägeli sagt, „die Konkurrenz von A. atrata fehlt"! Die Realisierung eines solchen Falles hätte aber, wie die von Nägeli geschilderte Wirkungsweise des Konkurrenzfaktors erfordert, zur Voraussetzung, daß nicht nur A. atrata, sondern auch alle anderen dem Standort besser angepaßten Pflanzen aus irgendeinem Grunde fehlen.

Als einen Beweis, daß ein solcher Fall tatsächlich eintreten kann, führt Nägeli (S. 171) eine Beobachtung im Berninaheutal an, wo A. moschata auf einem großen, in ein Schiefergebiet herabgestürzten Kalkblock, der „kaum mit zolldicker Krume bedeckt" war, sich angesiedelt hatte, „weil hier die Konkurrenz der A. atrata ausgeschlossen war". Ebenso hat Nägeli außerhalb des Verbreitungsgebietes von Rhododendron hirsutum, also etwa im Schweizer Jura, Rh. ferrugineum auch „auf Kalk" gefunden. Eine chemische Bodenanalyse liegt zwar von diesen Standorten nicht vor; nach Nägelis Darstellung scheint es sich aber dabei nicht um Standorte mit saurem Moder- oder Lehm-, sondern um Standorte mit kalkreichem Boden zu handeln. Daß das Rh. f. des Schweizer Jura von dem gewöhnlichen, bodensteten Rh. f. der Alpen physiologisch verschieden ist, wurde zwar bisher weder bewiesen, noch widerlegt, kann aber ebensogut als hypothetische Erklärung der von Nägeli beobachteten Erscheinung angeführt werden. Es wäre zunächst erwünscht, daß durch sorgfältige Bodenanalyse einmal geprüft würde, ob Rh. f. an den von Nägeli angeführten Standorten wirklich in kalkreichem bzw. alkalischem Boden wächst. Leider konnten auch die Untersuchungen von F. Chodat[14]), der von Rh. f.-Standorten eine Bodenreaktion von pH 5,7—6,0 gefunden hat, darüber keinen Aufschluß geben.

Im Anschluß an Nägeli führt Rübel[77]) in seiner Monographie des Berninagebietes das dort stellenweise beobachtete Vorkommen von Gentiana Kochiana, einem Azidophyten („auf Kalk"), ebenfalls auf die dort fehlende Konkurrenz von Gentiana Clusii zurück. Es nimmt das insofern Wunder, als Gentiana Kochiana als Glied eines Seslerietum coeruleae angeführt ist. Sesleria coerulea, Achillea atrata und die anderen Calciphyten dieser Assoziation sind dem von Rübel beschriebenen Standort, falls es sich hier wirklich um einen durchweg kalkreichen, alkalischen Standort handelt (was von Rübel nicht näher untersucht wurde), sicherlich besser angepaßt als Gentiana Kochiana und wären deshalb auf Grund der von Nägeli geschilderten Konkurrenzwirkung wohl imstande, diese im „Kampf ums Dasein" zu verdrängen. Da in der Bestandesliste jenes Seslerietums auch Chrysanthemum alpinum und Veronica bellidioides genannt sind, so liegt die Vermutung nahe, daß es sich hier um einen zum mindesten stellenweise ausgelaugten, mehr oder weniger sauren „Kalkboden" handelt. Aus Rübels Angaben kann deshalb für oder gegen Nägelis Konkurrenztheorie keine endgültige Entscheidung gefällt werden.

Als weitere Stütze der Theorie von der Bedeutung des Konkurrenzfaktors gilt die Beobachtung, daß bodenstete Pflanzen in Kultur auch auf Böden gedeihen, auf denen sie in natürlichen Beständen „durch den Einfluß der Konkurrenz" nicht vorkommen. F. Chodat[14]) berichtet vom botanischen Garten Linnaea: „Plus d'une espèce, laissée à elle seule, pourrait parfaitement vivre dans une station dont le pH ne lui serait pas optimal à condition qu'elle soit protégé contre les concurrents". Chodat beobachtete hier „kalkfliehende" Pflanzen „côte à côte" mit „kalkliebenden" in einem Terrain, dessen Bodenreaktion „zwischen pH 5 und 6,7 schwankt"; es ist bedauerlich, daß darüber keine genaueren Angaben vorhanden sind, denn, wie wir gesehen haben, wurden alle dahin untersuchten Calciphyten an natürlichen Standorten auch bei einer Bodenreaktion von pH $<$ 6,7 gefunden; andernteils entspricht die für den Boden des Alpengartens Linnaea angegebene Bodenreaktion auch durchaus der an den natürlichen Standorten der Azidophyten gemessenen. Auf Grund der Angaben Chodats, welche keinen genauen Aufschluß über die Abweichungen der Kulturbedingungen von den natürlichen Verhältnissen geben, kann deshalb über das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein eines Konkurrenzfaktors nichts ausgesagt werden.

Es wurden deshalb Kulturbedingungen und Kulturergebnisse der (bei der geobotanischen Untersuchung) in Betracht gezogenen bodensteten Arten im botanischen Garten München (530 m) und im Alpengarten am Schachen (1860 m) geprüft.

Das Alpinum des Münchener botanischen Gartens ist in zwei Teilgebiete gegliedert, von denen das eine Quarzphyllitblöcke mit „Urgesteinspflanzen", das andere Kalkfelsen verschiedener Herkunft enthält; der Boden ist jedoch überall, auch bei Anwesenheit von „Moorerde" sowie im Bereich des sogenannten „Urgebirges" infolge des überall reichlich vorhandenen Kalkschutts alkalisch; der pH-Wert des Bodens sinkt nirgends unter 7,52. Den relativ einheitlichen Kulturbedingungen steht jedoch kein einheitliches Kulturergebnis gegenüber. Die vorhandenen Calciphyten sind im allgemeinen normal und ohne Krankheitssymptome entwickelt; einige stellen deutlich die „Ebenenform" der dazugehörigen „alpinen Form" [G. Bonnier[8]) u. a.] dar. Von Azidophyten erwies sich als nicht kultivierbar Sesleria disticha; auch Nardus stricta ist in diesem Sommer (1926) eingegangen; Achillea moschata (bei pH 7,55) ist leicht chlorotisch, ebenso Rhododendron ferrugineum. Gentiana Kochiana ist nur in einer nicht typischen, im Habitus zwischen Gentiana Kochiana und Gentiana Clusii stehenden, wahrscheinlich gärt-

nerisch erzeugten Form vorhanden. Chrysanthemum alpinum zeigt bei pH 7,59 kümmerlichen Wuchs und Rötung der Blätter.

Der botanische Garten am Schachen besitzt zum größten Teil autochthonen Boden mit Wettersteinkalkblöcken. Die Bodenreaktion beträgt hier bei Abwesenheit von Rhododendren- oder Pinusmoder im allgemeinen pH $>$ 7,55, in den Beeten einzelner Azidophyten ist der autochthone Boden jedoch durch einen Steinboden mit Raibler Schiefern ersetzt, wodurch die Bodenreaktion auf pH 6,92 bzw. 6,78 (s. Tabelle) erhöht werden konnte. Klimatisch bedingte Wuchsformen wurden im Garten nicht beobachtet. Die vorhandenen Calciphyten sind in ihrem Habitus wie am natürlichen Standort ausgebildet und im Gegensatz zu den Azidophyten häufig als Unkraut vorhanden. Von Azidophyten sind Sesleria disticha, Nardus stricta und Cardamine resedifolia nicht kultiviert. Die vorhandenen Rhododendren sind offenbar größtenteils nicht in Kultur genommen, sondern waren schon vor Anlage des Gartens (an ihrem natürlichen Standort) vorhanden. Die Kulturverhältnisse der übrigen Azidophyten sind aus Tabelle 7 ersichtlich.

Tabelle 7. Kulturbedingungen und Kulturergebnisse einzelner Azidophyten im Alpengarten am Schachen.

	Dauer der Kultur	Kulturergebnis (Habitus)	pH
Achillea moschata . . .	3 Jahre	wie am natürlichen Standort	6,78
Saxifraga bryoides . . .	3 „	„ „ „ „	6,92
Gentiana Kochiana . . .	1½ „	„ „ „ „	7,62
„ „ . . .	3 „	nur mehr wenige, aber kräftige blühende Exemplare	7,55
Chrysanthemum alpinum .	1½ „	Wuchs wie am natürlichen Standort, Blätter schwach gerötet	7,70
„ „	3 „	Wuchs kümmerlich, Blätter stark gerötet, kleine Blüten	7,55

Aus den Untersuchungen in den beiden botanischen Gärten geht hervor, daß sich in Kultur auf alkalischem, kalkreichem Boden Calciphyten und Azidophyten durchaus nicht gleichartig verhalten. Da hier die Konkurrenz im Sinne Nägelis durch Ausrottung des Unkrauts ferngehalten wird, so müßten nach Nägelis Theorie die untersuchten Azidophyten auch auf einem kalkreichen Boden wie am natürlichen Standort gedeihen; dies trifft jedoch, wenigstens für die untersuchten Fälle, in keiner Weise zu. Achillea moschata und Saxifraga bryoides sind, wie aus Tabelle 7 ersichtlich ist, ja auch im Schachengarten wirkliche „Azidophyten", wenn der Boden auch nahezu neutral ist. Die beiden Pflanzen, die hier in Kultur ebenso gedeihen wie am natürlichen

Standort, wachsen auch hier bezeichnenderweise auf einem Boden, dessen Azidität künstlich (s. oben) auf pH 6,78 und 6,92 erhöht worden war; sie sind also auch in Kultur „Azidophyten".

Überdies muß berücksichtigt werden, daß die genannten bodensteten Pflanzen nicht im Garten selbst aus Samen gezüchtet, sondern größtenteits von ihrem natürlichen Standort aus in den zum Teil fremdartigen Boden verpflanzt wurden. Diese Kulturversuche können also nicht ohne weiteres zur Beurteilung der Verhältnisse an den natürlichen Standorten der bodensteten Pflanzen herangezogen werden.

Wenn nun nach alledem für die geobotanische Untersuchung der Bodenstetigkeit dem Konkurrenzfaktor, wie ihn Nägeli definiert hat, noch irgendwelche Bedeutung zugesprochen werden soll, so müßten ähnliche Beobachtungen, wie im Berninaheutal (s. oben) auch anderswo gemacht werden können. Um dies zu prüfen, wurden Gebiete aufgesucht, wo von vikariierenden Arten nur die eine vorhanden ist, die geologischen Verhältnisse aber eine Besiedlung von sowohl bodensauren kalkarmen, als auch kalkreichen Standorten zulassen.

Als besonders geeignet erwies sich die Umgebung von Kitzbühel in Tirol, da hier auf relativ kleinem Raum der Kalkgehalt des Bodens auf Grund der durch die sorgfältige Kartierung von Th. Ohnesorge festgestellten komplizierten geologischen Verhältnissen stark wechselt und deshalb eine floristische Durchmusterung leicht möglich ist. Meist lieferte schon die nur geologisch-petrographische Untersuchung der einzelnen hierzu geeigneten Standorte, deren Bodenreaktion jeweils bestimmt wurde, das Ergebnis, daß weder in saurem Boden bei Fehlen der vikariierenden „Kieselform" der entsprechende Calciphyt, noch in alkalischem, kalkreichem Boden bei Fehlen der „Kalkform" der entsprechende Azidophyt vorkommt.

Trotz zahlreicher Begehungen solcher und ähnlicher Gebiete konnte eine Bestätigung von Nägelis Theorie, eine Wirksamkeit eines Konkurrenzfaktors, nicht gefunden werden, wenn auch die bloß geologische Analyse der Standorte manchmal das Vorhandensein eines Konkurrenzfaktors zu bestätigen schien. Es seien dafür zwei Beispiele angeführt.

1. Nördlich der Ehrenbachhöhe, unweit von Kitzbühel, ist zwischen Ton- und Grauwackenschieferschichten eine kleine Kalkscholle eingekeilt. Die Vegetation ist hier typisch calciphytisch; Gentiana Clusii fehlt jedoch; statt dessen wurde hier Gentiana Kochiana gefunden. Wie die Analyse ergab, war der Boden jedoch gerade hier ausgelaugt und deshalb ziemlich stark sauer (pH 5,80).

2. Umgekehrt wurde am Frauenalpl im Wettersteingebirge (Bayerische Alpen) auf den dort anstehenden, ziemlich Ca-freien Raibler Schiefern inmitten einer azidophytischen Vegetation Achillea atrata gefunden. Achillea moschata fehlt hier wie überall in Bayern. Trotzdem gibt Hegi[35, 36]) Achillea atrata gerade für die bayerischen Alpen auf Grund seiner Beobachtungen als kalkstet an; und dies mit vollem Recht; denn auch hier an unserem scheinbar kalkfreien Standort ist A. atrata trotz der fehlenden Konkurrenz von A. moschata bodenstet; es wächst nämlich nur dort, wo im Boden befindliche Wettersteinkalkscherben eine Bodenreaktion von pH 7,26—7,31 ermöglichten. Gerade am Frauenalpl sind zahlreiche, zum Teil völlig unbesiedelte, also „konkurrenzlose" Standorte mit schwachsaurem Boden (pH 5,7—6,2) vorhanden; es wurde aber A. atrata nirgends auf solchen Standorten beobachtet.

Wie wir schon aus diesen Beispielen gesehen haben, kann also eine nur geologische Analyse des Standorts zu den Erwägungen von Nägeli wohl den Anlaß geben; eine exaktere Untersuchung des edaphischen Standortsfaktors zeigte jedoch, daß die Nägelische Konkurrenztheorie, ohne Zweifel eine durch die darwinistische Lehre beeinflußte Theorie (s. Nägeli, S. 169), sich nicht aufrechterhalten läßt.

Es sei hier auch auf die Kritik der Konkurrenztheorie durch Schroeter[84]) (S. 526), auf Grund der Angaben von Magnin[55]), Gillot[31]) und Vallot[95]), sowie auf die Beobachtungen von Wilczek[102]), der sich floristisch-systematisch besonders mit der Gattung Achillea beschäftigte, hingewiesen. Aus den Untersuchungen von Wilczek geht u. a. hervor, daß in den Waadtländer Alpen, denen A. moschata fehlt, A. atrata nur auf Kalkgesteinen, nicht aber „auf Silikatgesteinen" vorkommt, daß also auch hier eine „Konkurrenzlosigkeit" nicht zur Wirkung kommt.

Zu welch weittragenden Folgerungen die Nägelische Theorie selbst in der allerjüngsten Literatur den Anlaß gab, sollen einige Beispiele zeigen:

Rübel[75]) spricht von einer „Ersetzbarkeit edaphischer Faktoren durch biotische" (wobei der Begriff „biotisch" weiter gefaßt wird, als dies oben bei der Darstellung der Wirkungsweise des „biotischen Konkurrenzfaktors" geschehen ist), im besonderen von der „Ersetzbarkeit des Faktors Kalk durch den Faktor Konkurrenzlosigkeit"; es besagt das, daß Calciphyten bei fehlender Konkurrenz auch auf kalkfreiem Boden vorkommen.

Nach Lundegårdh[53]) (S. 299) sind die meisten Kalkpflanzen nur „fakultative Kalkpflanzen", d. h. sie können auch ohne Anwesenheit von größeren Kalkmengen vorkommen, wenn gewisse andere „sekundäre" Standortsbedingungen, wozu Lundegårdh auch die „Konkurrenzlosigkeit" Nägelis rechnet, in günstiger Weise vorhanden sind.

Es dürfte jedoch aus den durch eingehende Bodenuntersuchungen gestützten Angaben über die wirklichen Verhältnisse deutlich hervorgehen, daß alle derartigen, auf Nägeli fußenden Annahmen einer Einschränkung bedürfen.

Wenn somit der Konkurrenzfaktor für das Zustandekommen der Bodenstetigkeit keine Rolle spielt, so soll damit noch nicht seine Bedeutung für das Zustandekommen der Assoziationen (Cajander[13])) geleugnet werden. Es sei hier auch auf die Erwägungen von Scharfetter[82]) über die Gründe der Artenarmut in den östlichen Ostalpen hingewiesen.

Keim- und Kulturversuche mit bodensteten Pflanzen.

Keim- und Kulturversuche mit den in Betracht gezogenen bodensteten Arten der alpinen Flora sind unter Berücksichtigung des Aziditätsfaktors mit einer Ausnahme[18]) bisher noch nicht angestellt worden. Die bekannten Untersuchungen von Kinzel[45]) berücksichtigen im allgemeinen nur den Licht- und Frostfaktor. Sie zeigen uns die Schwierigkeit von Keimversuchen mit den alpinen Rhododendron-Arten, mit Gentiana Clusii und Gentiana Kochiana und mit Primula auricula. Untersuchungen über die Bedeutung der Wasserstoffionenkonzentration für Keimung und Kultur anderer, besonders landwirtschaftlich wichtiger Pflanzen liegen in großer Anzahl vor (vgl. [57]) und die bei Arrhenius[3]) und Mevius[60]) zitierten Arbeiten).

Zur Untersuchung des H-Ionenfaktors sind bisher sowohl Topf- als auch Wasserkulturversuche ausgeführt worden. Topfversuche scheinen zunächst die natürlichen Verhältnisse besser nachzuahmen. Sie haben aber den bedenklichen Nachteil, daß man bei ihnen durch Zugabe von H_2SO_4 und NaOH, oder durch Mischen verschiedener Bodenarten mit der Änderung der Azidität eine nicht kontrollierbare, aber wesentliche Konzentrationsänderung der löslichen Bodensalze und damit auch der anderen Ionen kombiniert. Für die unten beschriebenen Versuche wurden deshalb Nährlösungen verwandt.

Um selektive Ionenadsorption, besonders von NH_4 gegenüber SO_4 und Cl bzw. NO_3 gegenüber K und Na[53]) (S. 276), wodurch ein Ansteigen bzw. eine Verringerung der Wasserstoffionenkonzentration her-

vorgerufen würde, zu verhüten, sowie auch um selbst bei alkalischer Reaktion alle Salze in Lösung erhalten zu können, wurde eine Nährlösung von möglichst geringer Konzentration, mit NH_4NO_3 als Stickstoffquelle, gewählt. In Tabelle 8 ist ihre Zusammensetzung, die im wesentlichen mit der der Beneckeschen Algennährlösung übereinstimmt, angegeben. Die verschiedenen Aziditätsgrade wurden durch Zugabe von HCl und NaOH, ein andermal durch Ansäuern mit H_3PO_4 erreicht.

Tabelle 8. Zusammensetzung der verschiedenen, zu den Keim- und Kulturversuchen angewandten Nährlösungen.

pH-Wert	4	5	6	7	8
1. Phosphatnährlösung:					
8,3 % H_3PO_4	0,74 ccm	0,66 ccm	0,56 ccm	0,14 ccm	—
ferner 0,2 g K_3PO_4					
2. „HCl-NaOH"-Nährlösung:					
$^1/_{10}$ n HCl	ca. 7 ccm	—	ca. 4 ccm	—	—
$^1/_{10}$ n NaOH	—	—	—	—	ca. 6 ccm
ferner 0,1 g K_2HPO_4					

für beide Nährlösungen außerdem: 1000 ccm destilliertes Wasser, 0,2 g NH_4NO_3, 0,1 g $CaCl_2$, 0,1 g $MgSO_4$, 0,01 g Eisenzitrat (auch bei alkalischer Reaktion löslich).

Wie aus Tabelle 8 ersichtlich ist, wurde in der Phosphatnährlösung eine Vermehrung der H-Ionen kombiniert mit einer Vergrößerung der PO_4-Konzentration, in der „HCl-NaOH-Nährlösung" mit einer Vergrößerung der [Cl'] und der [Na']. Diese nicht zu umgehende Komplizierung der Versuchsbedingungen, welche hier auf ein Mindestmaß eingeschränkt wurde, erschwert natürlich sehr die einwandfreie Kritik der Kulturergebnisse; in den zahlreichen Versuchen über den Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration auf Keimung und Wachstum wird meist nur von einer H-Ionenwirkung gesprochen, die Interferenzwirkung der anderen, bei verschiedenem pH-Wert in wechselnder Konzentration vorhandenen Ionen nicht beachtet.

Größe der Veränderung der Azidität von Nährlösungen bei Keimversuchen. Die Nährlösung in den Petrischalen, die für die Keimversuche verwandt wurde, wurde täglich erneuert und dabei die mitunter sehr starke Änderung ihrer Azidität festgestellt. Die Gesetzmäßigkeit dieser Änderung ließ sich erst nach vielen Versuchen feststellen, da an ihr mehrere Faktoren unmittelbar beteiligt sind.

Von meßbarer Größe erwies sich der Einfluß des Glasalkalis, der Luftkohlensäure, des Filtrierpapiers und der Keimlinge selbst. Dadurch, daß diese Faktoren nicht alle in gleicher Richtung und nicht bei jeder

Azidität der Nährlösung in gleicher Weise wirksam sind, können sie sich gegenseitig sowohl verstärken als auch aufheben. So kann z. B., wie untenstehendes Schema zeigen soll, bei gleichzeitiger Einwirkung von Glasalkali und Luftkohlensäure, wie sie nach längerem Stehenlassen von Nährlösungen beobachtet werden kann, die Gesamtwirkung sowohl positiv (durch Ansteigen des pH-Wertes, also Verringerung der Azidität), als auch negativ, als auch gleich 0 sein.

	1. Fall: Bei saurer Reaktion der Nährlösung	2. Fall: Bei schwach-saurer Reaktion	3. Fall: Bei neutraler und alkalischer Reaktion	
saure Reaktion	Glasalkali → CO_2 ← Gesamtwirkung + →	Glasalkali → CO_2 ← Gesamtwirkung = 0	Glasalkali → CO_2 ← Gesamtwirkung — ←	alkalische Reaktion

In nachfolgenden Tabellen wird die jeweilige Veränderung der Nährlösung in pH-Differenzen ausgedrückt und als + bezeichnet, wenn der pH-Wert gestiegen, als —, wenn er gefallen ist.

Die Größe des Kohlensäurefaktors wurde berechnet aus der Differenz von Anfangs- und Endazidität nach 24 stündigem Stehen einer Nährlösung im Platintiegel, die Größe des Glasalkalieinflusses aus der Verschiedenheit der Endazidität in Petrischalen gegenüber der im Platintiegel (Tabelle 9).

Tabelle 9. Größe des Kohlensäure- und Glasalkalieinflusses bei Keimversuchen in Petrischalen nach 24 Stunden, ausgedrückt in pH-Einheiten.

Nährlösung	Anfangs-azidität	CO_2-Einfluß	Glasalkali-einfluß
HCl-NaCH	3,65	0	+ 0,20
„	3,85	0	+ 0,15
Phosphat	3,85	0	+ 0,10
„	4,85	— 0,05	+ 0,25
„	5,15	— 0,05	+ 0,10
„	8,45	— 0,75	+ 0,10
HCl-NaCH	8,70	— 0,95	+ 0,15

Bei dem Versuch von Tabelle 9 wurden je 15 ccm Nährlösung, also dieselbe Menge, die zu den Keimversuchen verwandt wurde, in gleicher Weise der Luftkohlensäure ausgesetzt.

Daß es sich bei der Zunahme der Azidität von Nährlösungen beim Stehenlassen der Platintiegel tatsächlich um einen Kohlensäureeinfluß handelt, zeigt sich beim Ersatz der Einwirkungsdauer durch

entsprechende Intensität kurzdauernder Einwirkung der Kohlensäure. Wird die zum obigen Versuch verwandte Nährlösung 10 Sekunden lang mit Atemkohlensäure durchblasen, so ergeben sich ungefähr dieselben Differenzen von Anfangs- und Endazidität wie oben (Tabelle 10).

Tabelle 10. Veränderung der Azidität von verschiedenen Nährlösungen mit verschiedener [H·] beim Durchblasen mit Kohlensäure, ausgedrückt durch die Differenz von Anfangs- und Endazidität.

Nährlösung	Anfangsazidität	Kohlensäureeinfluß
Phosphat	3,85	0
HCl-NaOH	3,85	0
„	4,65	— 0,05
Phosphat	4,80	— 0,05
„	5,05	— 0,15
HCl-NaOH	5,40	— 0,30
Phosphat	5,50	— 0,15
„	5,95	— 0,35
HCl-NaOH	6,05	— 0,55
Phosphat	8,50	— 1,00
HCl-NaOH	8,70	— 1,00

Aus Tabelle 10 ist auch ersichtlich, daß der CO_2-Einfluß bei der besser gepufferten Phosphatlösung geringere Werte erreicht als bei der HCl-NaOH-Lösung. Wie aus Tabelle 9 und 10 deutlich hervorgeht, ist der CO_2-Einfluß am stärksten bei alkalischer Reaktion der Nährlösung, wird bei größerer Azidität allmählich geringer, um bei einem pH-Wert $< 4{,}0$ nicht mehr meßbare Größen anzunehmen.

Die Größe des Glasalkalifaktors schwankt, wahrscheinlich infolge nicht ganz gleichartigen Glasmaterials so sehr, daß sie sich nicht generell fixieren ließ. Der aziditätsverringernde Einfluß des Glasalkalis konnte entgegen der gewöhnlichen Vorstellung auch durch mehrmaliges langes Erhitzen der Schalen in Wasserdampf bei 110° nicht ausgeschaltet werden.

Zum Glasalkali- und Kohlensäurefaktor tritt noch ein dritter Faktor hinzu, falls man in das Keimbett Filtrierpapierscheiben gibt. Die Größe dieses „Filterfaktors“ wurde festgestellt durch Vergleich der Endazidität in Petrischalen mit und ohne Filtrierpapier. Der Versuch wurde mehrere Tage hintereinander wiederholt, wobei jedesmal die Hälfte der zugegebenen (HCl-NaOH-) Nährlösung erneuert wurde. Die in Tabelle 11 als Beispiele für die Filterwirkung angegebenen Werte wurden gewonnen, nachdem die Nährlösung mehrmals erneuert worden war. Die in der Tabelle 11 angegebene „Anfangsazidität“ ist in Wirklichkeit nur die Azidität der neuzugegebenen Nährlösung.

Tabelle 11. Die Größe der Veränderung der Azidität von Nährlösungen durch Filtrierpapier bei Keimversuchen, ausgedrückt in pH-Einheiten.

„Anfangs-azidität“	Filterwirkung
3,50	+ 0,60; + 0,60
3,55	+ 0,45
5,95	+ 0,05; + 0,10
6,00	+ 0,05
8,50	— 0,30; — 0,25; — 0,20
8,60	— 0,35

Wie die in Tabelle 11 gezeigten Befunde beweisen, „puffert“ das bei dem Versuch verwandte Filtrierpapier (von Fa. Geßner & Krenzig, Niederschlag) „ungefähr nach dem Neutralpunkt hin“, was auch Oehlkers[67]) in ähnlicher Weise festgestellt hat.

Die Filterwirkung ist nach Prüfung aller Versuchsresultate nicht eine einmalige Wirkung, bedingt etwa durch Abgabe von reaktionsverändernden Verunreinigungen des Filters, sondern ist nach jeder Erneuerung der Nährlösung ungefähr gleich groß. Es ergab sich das nicht nur aus dem oben angeführten, sondern auch aus zahlreichen anderen Messungen.

Ersetzt man das gewöhnliche Filtrierpapier durch Munktells Berzeliusfilter, so erfolgt die „Pufferung“ nicht mehr „auf den Neutralpunkt“ zu, sondern in der Richtung auf einen niedrigeren pH-Wert (ca. pH 5,0). Der Unterschied beruht vielleicht auf der Anwesenheit größerer Mengen von Oxy- und Hydrozellulose in den säurebehandelten Berzeliusfiltern (vgl. [27], S. 377). In Tabelle 12 ist die Filterwirkung zwar nicht ausgeschieden; der Unterschied der beiden Filtersorten geht aber schon aus der Verschiedenheit der Gesamtwirkung der verändernden Faktoren deutlich hervor.

Tabelle 12. Beispiele für die Veränderung der Azidität von Nährlösungen und destilliertem Wasser bei Keimversuchen, bei Anwendung von gewöhnlichen und Berzeliusfiltern, ausgedrückt durch die pH-Differenzen von Anfangs- und Endazidität nach 24 Stunden Einwirkungsdauer.

	Anfangs-azidität	Veränderung der Azidität mit	
		Berzeliusfiltern	gewöhnlichem Filtrierpapier
HCl — NaOH . . .	4,05	+ 1,35	+ 2,20
Destill. Wasser . .	5,80	— 0,45	+ 0,85
HCl — NaOH . . .	6,20	— 0,60	+ 0,20
„ . . .	7,65	— 0,85	— 0,25

In Erkenntnis des großen Ausmaßes dieser Filterwirkung wurde bei den meisten Keimversuchen kein Filtrierpapier in das Keimbett gegeben; es wurde jedoch verschiedene Male zu „Parallelversuchen" verwandt. Bei diesen „Parallelversuchen" mit Filtrierpapier waren bei der Keimung von Chrysanthemum atratum, Achillea atrata und am deutlichsten bei A. moschata die Keimprozente fast immer geringer als in den entsprechenden Keimschalen ohne Filter (s. Tabelle 17). Ob dies auf den stärkeren Aziditätsschwankungen oder auf einer direkten Filterwirkung beruhte, wurde nicht näher untersucht.

Zu den bisher angeführten Faktoren, welche eine Veränderung der Azidität von Nährlösungen bei Keimversuchen bewirken, tritt nun bei der Keimung ein vierter Faktor, der Einfluß der Keimlinge selbst („Keimungsfaktor"). Solange von den eingelegten Samen die Samenschale noch nicht gesprungen war, konnte keinerlei Unterschied der Endazidität in Keimschalen mit oder ohne Samen festgestellt werden. In Tabelle 13, 14 und 15 zeigt sich die Größe des Keimungsfaktors als Funktion der Azidität der Nährlösung als auch als Funktion des Artcharakters.

Auffallend war, daß bei Azidophyten (Sibbaldia procumbens, Nardus stricta) der Keimungsfaktor relativ häufiger negative Werte hatte als bei Calciphyten (Achillea atrata, Doronicum scorpioides, Hutchinsia alpina), daß also Keimlinge von Azidophyten die Reaktion der Nährlösung in der Richtung auf einen tiefer gelegenen pH-Wert (ca. pH 5,0) verändern als Calciphyten („Pufferung" gegen pH 6,5—7,0). Man könnte darin eine „Tendenz" erblicken, die Azidität der Nährlösung in einem für die betreffende Art „günstigen" Sinn zu verschieben*); es fehlte jedoch an geeignetem Material, um diese Frage näher zu untersuchen. Bei Untersuchung der natürlichen Standorte der betreffenden Pflanzen konnte keine Bestätigung der Fähigkeit des „auto-ajustement" (Chodat, 14, S. 26) erbracht werden.

Die Größe des „Keimungsfaktors" wurde ermittelt durch Vergleich der Endazidität in Keimschalen mit und ohne keimende Samen (jedesmal 50 Stück).

---

*) Vielleicht liegt der isoelektrische Punkt der ausschlaggebenden Kolloide von Azidophyten bei pH ca. 5, der von Calciphyten bei pH ca. 7. Möglicherweise ist daraus die ökologische Einstellung der beiden Gruppen (Azidophyten typisch bei pH ca. 5, Calciphyten bei pH ca. 7) zu erklären.

Tabelle 13. Größe des „Keimungsfaktors" von Sibbaldia procumbens als Beispiel eines Azidophyten in HCl-NaOH-Nährlösungen, ausgedrückt in pH-Einheiten, während verschiedener Keimungsstadien.

Anfangs-azidität	Samen ungekeimt	Samen geplatzt	Keimtage:			
			1.	2.	3.	4.
ca. 3,80	0	+ 0,05	+ 0,20	+ 0,25	+ 0,40	+ 0,35
„ 5,80	0	0	— 0,05	— 0,10	— 0,25	— 0,35
„ 8,65	0	0	— 0,15	— 0,15	— 0,10	— 0,10

Tabelle 14. Größe des „Keimungsfaktors" von Achillea atrata als Beispiel eines Calciphyten in Phosphatnährlösungen, ausgedrückt in pH-Einheiten, während verschiedener Keimungsstadien.

Anfangs-azidität	1. Keimtag	2. Keimtag	3. Keimtag	4. Keimtag
ca. 3,90	+ 0,15	+ 0,20; + 0,30	+ 0,35; + 0,40	+ 0,55; + 0,75
„ 4,90	+ 0,20; + 0,35	+ 0,30; — 0,35	+ 0,25; + 0,45	+ 0,40; + 0,50
„ 6,00	0 ; + 0,05	+ 0,05	+ 0,10	+ 0,10; + 0,20
„ 7,00	— 0,05; — 0,15	— 0,10; — 0,15	0 ; — 0,05	— 0,05; — 0,10
„ 8,50	— 0,10; — 0,10	— 0,10; — 0,20	0 ; — 0,15	0,10

In Tabelle 14 ist auch die Größe des „Keimungsfaktors", die bei einem Parallelversuch mit Samenmaterial anderer Herkunft ermittelt wurde, angegeben, sofern er mit dem der ersten Versuchsreihe abwich. Diese Differenzen sind jedoch für die relative Größe und besonders für die Richtung der Wirkung des Keimungsfaktors nur von nebensächlicher Bedeutung.

Tabelle 15. Größe des „Keimungsfaktors" von verschiedenen Azidophyten und Calciphyten am 4. Keimtag zum Teil in HCl-NaOH-Nährlösungen (Sibbaldia procumbens, Nardus stricta), zum Teil in Phosphatnährlösungen, ausgedrückt in pH-Einheiten.

pH	Calciphyten				Azidophyten	
	Achillea atrata		Doronicum scorpioides	Hutchinsia alpina	Sibbaldia procumbens	Nardus stricta
	a	b				
4	+ 0,75	+ 0,55	+ 0,25	+ 0,30	+ 0,35	+ 0,15
5	+ 0,80	+ 0,40	+ 0,20	+ 0,20	—	—
6	+ 0,20	+ 0,10	+ 0,05	+ 0,05	— 0,35	— 0,35
7	— 0,10	— 0,05	0	0	—	—
8	— 0,10	— 0,10	0	— 0,05	— 0,10	— 0,10

Bei Nardus stricta hatte der „Keimungsfaktor" 32 Tage nach dem Auskeimen den Wert O; d. h. die Aziditätsveränderungen in den Keimschalen mit und ohne Keimlinge waren gleich groß. Bei dieser Pflanze

schien also die Veränderung der Azidität der Nährlösung durch Atmung und Assimilation keine meßbaren Größen anzunehmen.

Über die Entstehung der beobachteten, durch Keimlinge hervorgerufenen Reaktionsveränderungen von Nährlösungen, also über das eigentliche Wesen des „Keimungsfaktors", kann zunächst noch nichts Sicheres ausgesagt werden. Im Zusammenhang mit unseren Befunden sei auch auf die bei Mevius[60]) angeführten zahlreichen Beobachtungen über die Beeinflussung der Reaktion des Nährsubstrates durch die lebende Pflanze hingewiesen.

Untersuchungen über Keimung und Wachstum in Nährlösungen von verschiedener Azidität.

Das Keimungsergebnis gestattete im allgemeinen keinerlei zwingende Schlüsse auf die Beeinflussung der Keimung der in Betracht gezogenen bodensteten Pflanzen durch die an den verschiedenen Standorten vorhandene Azidität.

Keimgeschwindigkeit und Keimprozente traten nur als Funktion des Artcharakters, im allgemeinen aber nicht als Funktion des pH-Wertes der Nährlösung in Erscheinung (Tabelle 16 und 17). Weder im Beginn noch in der Dauer der Keimung zeigten sich bei verschiedener Azidität (pH 4—8) wesentliche Differenzen.

Tabelle 16. Beginn und Dauer der Keimung bei verschiedenen mehr oder weniger bodensteten Pflanzen.

	Nährlösung	Erste Keimung	Letzte Keimung
Achillea atrata	HCl-NaOH Phosphat	nach 2—3 Tagen	nach 7—8 Tagen
„ moschata	HCl-NaOH Phosphat	„ 2—3 „	„ 7—8 „
Chrysanthemum atratum . .	HCl-NaOH	„ 3 „	„ 6 „
Doronicum grandiflorum .	Phosphat	„ 4 „	„ 6 „
Hutchinsia alpina	„	„ 2 „	„ 7 „
Sibbaldia procumbens . . .	Phosphat HCl-NaOH	„ 6 „	„ 10 „
Nardus stricta	„	„ 12 „	„ 22 „
Gnaphalium dioicum . . .	HCl-NaOH	„ 4—6 „	„ 10—13 „
	Phosphat	„ 4—6 „	„ 10—11 „
Saxifraga aizoides	Phosphat	„ 7—9 „	„ 13—14 „
	HCl-NaOH	„ 7—12 „	„ 17—22 „

In den ersten Entwicklungsstadien zeigten sich bei allen Arten mit Ausnahme von Nardus stricta deutliche Schädigungen in den Keimlösungen mit einem pH-Wert von ~ 4,0. Saxifraga aizoides und Gna-

phalium dioicum, also zwei ökologisch grundverschiedene, jedoch, wenigstens im engeren Sinne, nicht bodenstete Arten, kamen bei pH 4 überhaupt nicht zur Keimung.

Nardus stricta (vgl. [18]) entwickelte sich bei pH 8 deutlich langsamer als bei pH 6 und 4, was an der verschiedenen Sproßlänge 6 Wochen nach der Keimung ersichtlich war.

Sibbaldia procumbens, also ebenfalls ein Azidophyt, starb in pH 8 nach 3, in einem anderen Versuch schon nach 2 Wochen durch Fäulnis ab, während die Pflanzen in pH 4—7 länger in Kultur gehalten werden konnten.

Ein ganz anderes Ergebnis brachte die Messung von Sproß- und Wurzellänge von Hutchinsia alpina, einem Calciphyten. Je weniger sauer die Nährlösung war, desto besser hatte sich der Keimling (am 18. Tag nach dem Auskeimen) entwickelt.

Tabelle 17. Keimprozente verschiedener mehr oder weniger bodensteter Pflanzen bei verschiedener Azidität der Nährlösungen.

	Nährlösung	pH 4	pH 5	pH 6	pH 7	pH 8
Achillea atrata	HCl-NaOH	100	—	92	—	96
Samenmaterial I		88		94		88
„ II	Phosphat	94	94	94	94	92
		94	96	92	94	98
Zus. mit Achillea moschata	„	90	86	96	94	96
Achillea moschata	HCl-NaOH	70	—	86	—	96
		42		72		94
Zus. mit Achillea atrata .	Phosphat	74	80	100	86	94
Chrysanthemum atratum .	HCl-NaOH	58	—	54	—	68
		64		60		62
Doronicum grandiflorum .	Phosphat	36	48	52	48	56
Hutchinsia alpina	„	78	78	82	74	78
Sibbaldia procumbens . .	„	72	74	74	80	72
„ „ . .	HCl-NaOH	86	—	90	—	80
Nardus stricta	„	62	—	76	—	58
Gnaphalium dioicum . . .	„	0	—	18	—	18
„ „ . . .	Phosphat	0	24	16	14	18
Saxifraga aizoides	HCl-NaOH	0	—	56	—	36
		0		36		34
„ „	Phosphat	0	32	34	24	36

Alle Versuchspflanzen erwiesen sich durch ihr langsames Wachstum und ihre geringe Resistenz gegen Infektionen als ungeeignet für längere Kulturversuche in Nährlösungen. Ein Einfluß der Azidität auf die Entwicklung der Versuchspflanzen konnte nur nach dem Grad ihrer mehr oder weniger großen Widerstandsfähigkeit festgestellt werden. In den Kulturschalen, in denen sich die Keimlinge auf durchlöcherten, auf

der Lösung schwimmenden Paraffinscheiben befanden, wurde nach Entfernung der abgestorbenen Pflanzen die Zahl der jeweils noch resistenten festgestellt.

Das pH-Optimum für Achillea atrata, wie es aus der in Tabelle 18 angegebenen relativen Resistenz, als auch aus dem Entwicklungszustand der resistenten Pflanzen deutlich in Erscheinung trat, lag während einer 5wöchigen Kultur in einer HCl-NaOH-Lösung bei pH 7—8, für A. moschata bei pH 6. Kontrollversuche zeigten im Prinzip dasselbe Ergebnis.

Tabelle 18. Relative Resistenz von Achillea atrata und Achillea moschata in HCl-NaOH-Nährlösungen, bezogen auf die Zahl der zu jedem Versuch verwandten Keimlinge (je 30—40 Stück).

	pH	Zu Beginn des Versuchs	nach 20 Tagen	nach 26 Tagen	nach 33 Tagen	nach 36 Tagen
Achillea atrata . .	4	100 %	70 %	45 %	10 %	5 %
„ „ . .	6	100 %	40 %	30 %	30 %	25 %
„ „ . .	8	100 %	80 %	55 %	35 %	30 %
„ moschata .	4	100 %	90 %	70 %	35 %	25 %
„ „ .	6	100 %	95 %	60 %	55 %	45 %
„ „ .	8	100 %	75 %	55 %	30 %	25 %

Weitere Parallelversuche mit A. atrata in Phosphatnährlösungen zeigten, daß durch obigen Versuch das wirkliche pH-Optimum nicht festgestellt werden konnte. Diese Kulturversuche brachten nämlich das Ergebnis, daß auch starke Alkalinität (um 0,2—0,5 pH-Einheiten höher als die Grenzazidität der natürlichen Standorte) schädigend auf die Entwicklung von A. atrata einwirkt. Zum Verständnis dieses scheinbaren Gegensatzes zu dem Ergebnis des Versuches mit der HCl-NaOH-Nährlösung muß gesagt werden, daß die Endreaktion der alkalischen HCl-NaOH-Nährlösung wegen ihrer geringen Pufferung gegen CO_2 (s. oben) um ca. 0,3 pH-Einheiten weniger stark alkalisch war als die der entsprechenden Phosphatnährlösung.

Da nach Arrhenius[3]) in der Nähe des Optimums schon pH-Differenzen von 0,1 Wachstumsdifferenzen hervorzurufen vermögen, konnte bei der Art der Versuchsanordnung, die nur eine allgemeine Orientierung geben sollte, das wirkliche pH-Optimum nicht genau fixiert werden.

Die durch eine „fließende Wasserkultur", wie sie Olsen[68]) zu seinen ersten Versuchen verwandte, mit Hilfe einer komplizierten Apparatur zu erreichende größere Konstanz des pH-Wertes, wurde bei den vorliegenden, nur orientierenden Versuchen von vornherein nicht erstrebt. Bei Anwendung von Pufferlösungen — in Betracht kämen

vor allem Phosphatgemische — wären die pH-Schwankungen wahrscheinlich ebenfalls geringer gewesen; bei der hierzu nötigen relativ hohen PO_4-Konzentration wäre jedoch die Konzentration des gelösten Ca und Mg bei alkalischer Reaktion eine wesentlich geringere geworden als bei saurer Reaktion. Um jedoch bei dem Versuch, der den Einfluß der [H'] prüfen sollte, die Ca- und Mg-Konzentration möglichst konstant zu erhalten, wurden keine Puffergemische verwandt.

Es zeigten sich also, wenn auch nicht immer sehr deutlich, zwischen Azidophyten und Calciphyten in ihrem ernährungsphysiologischen, nicht aber in ihrem keimungsphysiologischen Verhalten gewisse Unterschiede, welche gleichsinnig mit denen ihres Vorkommens sind.

Inwieweit bei den Kulturversuchen eine Interferenz anderer Ionen wirksam war, wurde nicht untersucht. Wie eingangs erwähnt, mußte mit der Änderung der [H'] eine Änderung der [PO_4'''], bzw. [Cl'] und [Na'] kombiniert werden; besonders die Ca- und Mg-Konzentration wurde jedoch konstant gehalten und kann deshalb für die Verschiedenheit des ernährungsphysiologischen Verhaltens nicht verantwortlich gemacht werden.

Zusammenfassung.

Zur Untersuchung der physiologischen Bedingtheit des Vorkommens bestimmter bodensteter alpiner Pflanzen wurde an möglichst verschiedenartigen ostalpinen Standorten die Bodenreaktion in der Rhizosphäre der betreffenden Pflanze festgestellt. Durch eine geeignete Auswahl der Standorte konnten die Grenzen des Vorkommens, in einigen Fällen auch das „typische Vorkommen" bodensteter Pflanzen ermittelt werden. Es stellte sich dabei heraus, daß die bisher „kalkfliehend" genannten Pflanzen durchweg auf saurem Boden, die „Kalkpflanzen" auf alkalischem bis schwachsaurem, durchweg Ca-reichem Boden vorkommen. Dementsprechend wurden die „kalkfliehenden" Pflanzen als „Azidophyten", die „Kalkpflanzen" als „Calciphyten" bezeichnet. Ein Azidophyt, also eine Pflanze bodensaurer Standorte, ist nicht nur Rhododendron ferrugineum, sondern auch Rh. intermedium. Das „typische Vorkommen" von Rhododendron ferrugineum kann mit pH 5,5, das von Rh. intermedium mit pH 5,8 charakterisiert werden; im Gegensatz dazu kommt Rh. hirsutum, ein Calciphyt, typisch bei pH 7,3 vor. Die Grenze des Vorkommens ist für Azidophyten durch ungefähr neutrale Reaktion gegeben, für Calciphyten durch Böden mit einem pH-Wert von ca 6,0. Nur Rh. hirsutum und Primula auricula wurden auch bei pH $<$ 6,0 (bei pH 5,6 bzw. 5,7) vorgefunden. Da im übrigen die Grenzen des Vorkommens sowohl bei

den Calciphyten als auch besonders bei den Azidophyten, wie aus der graphischen Darstellung S. 114 ersichtlich ist, bei verschiedenen pH-Werten liegen, konnte auch der Grad der Bodenstetigkeit der einzelnen Pflanzen quantitativ festgestellt werden; so ist z. B. Sesleria disticha, die nur bis pH 6,4 vorkommt, in höherem Grade bodenstet als Chrysanthemum alpinum (Grenze bei neutraler Bodenreaktion).

Um die schon von Schröter angezweifelte, neuerdings (von Rübel, Lundegårdh u. a.) zur Erklärung der Bodenstetigkeit wieder in den Vordergrund gestellte Bedeutung der Konkurrenz der einem Standort besser angepaßten Pflanzen (Nägeli) zu prüfen, wurden zahlreiche Standorte, wo eine Konkurrenzlosigkeit im Sinne Nägelis eine Besiedlung von an sich ungeeignetem Substrat ermöglichen würde, genauer untersucht. Es stellte sich dabei heraus, daß von Azidophyten auch bei fehlender Konkurrenz nur saure Böden, von Calciphyten nur Ca-reiche Böden mit einem pH-Wert von $>$ 6,0 besiedelt werden. Es kann demzufolge die Nägelische Konkurrenztheorie zur Erklärung des Phänomens „Bodenstetigkeit" nicht herangezogen werden; ebenso muß auch die Bedeutung eines dem klimatischen und edaphischen „Faktor" gleichzustellenden „biotischen Faktors" (im Sinne Rübels) wesentlich eingeschränkt werden.

Bei der geobotanischen Untersuchung der sowohl in ihrem Muttergestein als auch ihrem „Alter", d. h. ihrem Auslaugungsgrad sehr verschiedenartigen Böden der Zentralalpen, Schieferalpen und Kalkalpen erwiesen sich die Böden bestimmter „basischer Urgesteine", soweit diese keinen nachweisbaren $CaCO_3$-Gehalt besitzen, durchweg als sauer, die Vegetation als azidophytisch. Dasselbe gilt bemerkenswerterweise auch für Ca-arme, jedoch Mg-reiche Serpentinböden. Auf physikalisch leicht verwitternden (eugeogenen) Kalkgesteinen finden sich Calciphyten nur auf ganz „jungen", wenig ausgelaugten Böden, sonst, besonders an relativ ausgeglichenen, sanften Hängen, durchweg Azidophyten. Andererseits kommen auf physikalisch schwer verwitternden (dysgeogenen) Kalken Azidophyten nur auf sauren Moderböden vor.

Bei der (kolorimetrischen) Messung der Bodenreaktion wurde angestrebt, die in der Rhizosphäre der einzelnen Pflanze physiologisch wirksame Azidität zu messen. Die Abweichungen, die durch das Trocknen der Bodenproben, durch verschiedenes Boden-Wasser-Verhältnis, durch verschiedenen Kohlensäureeinfluß sowie durch Filtrierung bzw. Zentrifugierung bedingt sind, wurden näher untersucht und unter Berücksichtigung der dabei gewonnenen Ergebnisse bei der Untersuchung der Böden möglichst eingeschränkt bzw. konstant gehalten.

In ähnlicher Weise wurde für Keimversuche (in Petrischalen), bei denen der Aziditätsfaktor berücksichtigt werden sollte, die Größe des Glasalkali- und Kohlensäureeinflusses, sowie des Einflusses von Filtrierpapier und der Keimlinge selbst bei verschiedener Azidität der Nährlösung in pH-Einheiten bestimmt. Keim- und Kulturversuche mit verschiedenen mehr oder weniger bodensteten Pflanzen wiesen darauf hin, daß Azidophyten und Calciphyten sich in Nährlösungen mit konstantem Ca-Gehalt und wechselnder Wasserstoffionenkonzentration keimungsphysiologisch im allgemeinen gleich, ernährungsphysiologisch jedoch entgegengesetzt verhalten.

Die experimentellen Untersuchungen der vorliegenden Arbeit wurden im Pflanzenphysiologischen Institut der Universität München ausgeführt.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Dr. Suessenguth, der die vorliegenden Untersuchungen anregte und unterstützte, bin ich zu großem Dank verpflichtet, ebenso Herrn Geheimen Rat von Goebel, der mir die Hilfsmittel des Institutes in reichem Maße zur Verfügung stellte. Ferner sei Herrn Geheimrat Kaiser und Herrn Dr. Th. Ohnesorge für ihre Unterstützungen in technischen Angelegenheiten gedankt.

Tabelle 19.

Ortsboden:	pH-Wert des Bodens:
Wettersteinkalk:	
Achillea atrata	7,67
Hutchinsia alpina	7,66
Veronica alpina	7,66
Rhododendron hirsutum	7,65
„ „	7,60
„ „	7,57
„ „	7,57
Achillea atrata	7,57
Hutchinsia alpina	7,56
Rhododendron hirsutum	7,56
Aronicum scorpioides	7,55
Pinguicula alpina	7,50
Rhododendron hirsutum	7,48
Globularia cordifolia	7,48
Gentiana Clusii	7,47
Achillea atrata	7,46
Rhododendron hirsutum	7,41
Androsace chamaejasme	7,34
Gentiana Clusii	7,29
Primula auricula	7,29
Rhododendron hirsutum	7,27
„ „	6,96
Primula auricula	6,93
Alnus viridis	6,87
Dryas octopetala	6,72
Gentiana Clusii	6,62
„ „	6,53
„ Kochiana	6,28
Rhododendron ferrugineum	5,73
„ „	5,69
„ „	5,60
„ „	5,43
„ „	5,23
„ „	5,20
„ „	5,01
Kalkschotter und -sande der bayr. Hochebene:	
Primula auricula	7,68
„ „	7,66
Gnaphalium dioicum	7,64

Anm.: Die nach Pflanzenarten geordneten Tabellen werden vom Botan. Institut München auf Wunsch zur Verfügung gestellt.

	pH-Wert des Bodens:
Hutchinsia alpina	7,63
Gentiana Clusii	7,61
Saxifraga caesia	7,60
Gentiana Clusii	7,59
„ „	7,58
„ „	7,58
Gypsophila repens	7,58
Saxifraga aizoides	7,58
„ „	7,56
Gnaphalium dioicum	7,56
Dryas octopetala	7,55
Gentiana Clusii	7,48
„ „	7,48
„ „	7,41
Primula auricula	6,83
Calluna vulgaris	6,52
„ „	6,02
Luzula campestris	5,37
Plattenkalk:	
Chrysanthemum atratum	7,74
„ „	7,74
Rhododendron hirsutum	7,71
Chrysanthemum atratum	7,68
Asplenium trichomanes	7,61
Gentiana Clusii	7,58
Saxifraga aizoides	7,56
Rhododendron hirsutum	7,54
„ „	7,51
Chrysanthemum atratum	7,50
Aspidium lonchitis	7,35
Rhododendron hirsutum	7,09
„ „	7,03
„ „	6,99
Gentiana Clusii	6,25
Alnus viridis	5,48
Antennaria dioica	4,82
Hauptdolomit:	
Hutchinsia alpina	7,74
Parnassia palustris	7,68
Gentiana germanica	7,68
Pteridium aquilinum	7,66
Aspidium lonchitis	7,65
Carex firma	7,64
Pteridium lonchitis	7,62
Saxifraga aizoides	7,62
Thesium alpinum	7,59
Gentiana ciliata	7,59
Sedum atratum	7,57
Carduum nutans	7,56
Calamintha alpina	7,56
Rhododendron hirsutum	7,55
Saxifraga stellaris	7,54
Achillea atrata	7,52
Alsine sedoides	7,51
Gentiana ciliata	7,47

	pH-Wert des Bodens:
Linum carthaticum	7,45
Gentiana germanica	7,42
Rhododendron hirsutum	7,42
Selaginella spinulosa	7,34
Silene acaulis	7,33
Rhododendron hirsutum	7,30
Gentiana germanica	7,29
Erigeron alpinus	7,28
Rhododendron hirsutum	7,10
Dryas octopetala	7,05
Pteridium aquilinum	7,02
Daphne striata	7,83
Rhododendron intermedium	7,76
„ hirsutum	7,46
„ ferrugineum	6,02
„ „	6,64
„ „	5,50
Roter Liaskalk:	
Rhododendron hirsutum	7,49
Carex firma	7,34
Kalk der Stubaier Alpen (Kalkwände usw.):	
Saxifraga aizoides	7,63
Ranunculus alpestris	7,62
Hutchinsia alpina	7,58
„ „	7,55
Rhododendron hirsutum	7,41
„ „	6,95
„ ferrugineum	5,32
Paläozoischer Kalk und Dolomit:	
Gentiana Clusii	7,65
Rhododendron hirsutum	7,56
„ „	7,56
Silene acaulis	7,56
Saxifraga aizoides	7,56
„ „	7,51
Pinguicula alpina	7,48
Dryas octopetala	7,45
Rhododendron hirsutum	7,40
„ „	7,26
Selaginella selaginoides	7,20
Rhododendron hirsutum	7,14
„ „	7,00
Primula auricula	6,94
„ „	6,92
Chrysanthemum atratum	6,79
Gnaphalium dioicum	6,55
Gentiana Kochiana	5,50
Kössener Kalk und Mergel:	
Veronica fruticans	7,67
Chrysanthemum atratum	7,66
Veronica aphylla	7,57

	pH-Wert des Bodens:
Carex firma	7,51
Kernera saxatilis	7,49
Carex firma	7,47
Dryas octopetala	7,47
Gentiana Clusii	7,46
Chrysanthemum atratum	7,46
„ „	7,45
Veronica aphylla	7,44
„ „	7,44
„ „	7,42
Saxifraga aizoides	7,42
Chrysanthemum atratum	7,41
Rhododendron hirsutum	7,41
„ „	7,40
Chrysanthemum atratum	7,38
„ „	7,38
„ „	7,38
Rhododendron hirsutum	7,37
Dryas octopetala	7,37
Pedicularis verticillata	7,37
Veronica aphylla	7,36
Rhododendron hirsutum	7,35
Chrysanthemum atratum	7,35
„ „	7,34
„ „	7,32
Veronica aphylla	7,32
Rhododendron hirsutum	7,32
Chrysanthemum atrata	7,31
Thesium alpinum	7,30
Rhododendron hirsutum	7,30
„ „	7,30
„ „	7,30
„ „	7,28
Gentiana germanica	7,26
Saxifraga aizoides	7,24
Veronica fruticans	7,22
Rhododendron hirsutum	7,21
Pedicularis verticillata	7,20
Primula auricula	7,19
Rhododendron hirsutum	7,14
„ „	7,12
Androsace lactea	7,11
Gentiana Clusii	7,08
Pedicularis verticillata	7,04
Rhododendron hirsutum	7,04
„ „	7,02
„ „	6,98
Gentiana Clusii	6,98
Rhododendron intermedium	6,90
Dryas octopetala	6,86
Rhododendron hirsutum	6,78
Pedicularis verticillata	6,77
Rhododendron hirsutum	6,67
„ „	6,67
„ „	6,65
Veronica fruticans	6,55
Dryas octopetala	6,38

	pH-Wert des Bodens:
Dryas octopetala	6,31
Rhododendron hirsutum	6,29
„ „	6,27
„ intermedium	6,11
Dryas octopetala	6,11
Gnaphalium dioicum	6,11
Rhododendron intermedium	6,10
Primula auricula	6,09
Rhododendron hirsutum	6,08
„ intermedium	5,88
Gnaphalium dioicum	5,85
Primula auricula	5,77
Rhododendron intermedium	5,75
„ „	5,74
„ ferrugineum	5,74
„ „	5,66
„ intermedium	5,64
„ „	5,61
Gnaphalium dioicum	5,56
Rhododendron ferrugineum	5,55
Gnaphalium dioicum	5,53
Nardus stricta	5,52
Rhododendron intermedium	5,50
Lycopodium Selago	5,47
Rhododendron ferrugineum	5,41
Nardus stricta	5,40
Dryas octopetala	5,37
Rhododendron ferrugineum	5,37
„ „	5,35
„ intermedium	5,31
„ „	5,23
Lycopodium selago	5,14
Rhododendron ferrugineum	5,12
„ intermedium	5,11
„ „	5,07
„ ferrugineum	5,05
„ intermedium	4,89
Gnaphalium dioicum	4,87
Rhododendron ferrugineum	4,68
„ „	4,67
„ intermedium	4,36
„ ferrugineum	4,28

Lias Mergelkalk (Fleckenmergel):

Draba tomentosa	7,61
„ „	7,57
Heliosperma quadrifidum	7,52
Veronica aphylla	7,45
Deschampsia caespitosa	6,35
Gnaphalium Hoppeanum	6,35
Deschampsia caespitosa	6,11
Gnaphalium Hoppeanum	5,70
Nardus stricta	5,70
„ „	5,51
Pinquicula alpina	5,43
Nardus stricta	5,39

	pH-Wert des Bodens:
Gnaphalium Hoppeanum . . .	5,39
Raibler Kalk:	
Silene acaulis	7,40
Dryas octopetala	7,40
Achillea atrata	7,23
Chrysanthemum alpinum . . .	7,18
Gentiana Clusii	7,03
Rhododendron hirsutum . . .	7,02
Gentiana Clusii	6,95
„ Kochiana	6,62
„ „	6,44
„ „	6,08
Rhododendron intermedium . .	5,90
Gentiana Kochiana	5,66
Rhododendron ferrugineum . .	5,37
Kalkkonglomerat:	
Rhododendron hirsutum . . .	7,23
„ „ . . .	7,20
„ „ . . .	6,94
Nardus stricta	6,87
Rhododendron hirsutum . . .	6,80
„ „ . . .	6,67
„ „ . . .	6,62
Calluna vulgaris	6,62
Rhododendron hirsutum . . .	6,58
„ „ . . .	6,57
Calluna vulgaris	6,57
Rhododendron hirsutum . . .	6,48
„ intermedium . .	6,47
„ hirsutum . . .	6,45
„ „ . . .	6,38
„ „ . . .	6,36
„ „ . . .	6,34
„ „ . . .	6,32
„ „ . . .	6,31
„ „ . . .	6,30
„ „ . . .	6,28
„ „ . . .	6,25
„ „ . . .	6,16
„ „ . . .	6,13
„ ferrugineum . .	6,13
„ hirsutum . . .	6,02
„ „ . . .	6,00
„ „ . . .	5,96
„ intermedium . .	5,94
„ hirsutum . . .	5,85
„ ferrugineum . .	5,85
„ hirsutum . . .	5,84
„ „ . . .	5,78
„ ferrugineum . .	5,72
„ „ . . .	5,68
„ „ . .	5,66
Gentiana Kochiana	5,66
Rhododendron intermedium . .	5,53
„ ferrugineum . .	5,52

	pH-Wert des Bodens:
Rhododendron ferrugineum . .	5,47
„ intermedium . .	5,40
„ „ . .	5,39
„ ferrugineum . .	5,25
Gentiana Kochiana	5,12
„ „	5,08
„ „	5,08
Rhododendron ferrugineum . .	4,76
„ „ . .	4,67
„ „ . .	4,50
Kalkglimmerschiefer:	
Primula auricula	7,62
Saxifraga oppositifolia . . .	7,58
Veronica aphylla	7,56
Primula minima	7,55
„ auricula	7,54
Saxifraga aizoides	7,53
Primula auricula	7,50
„ „	7,47
Rhododendron hirsutum . . .	7,43
Gentiana Clusii	7,41
Sesleria coerulea	7,35
Rhododendron hirsutum . . .	7,31
Saxifraga caesia	7,30
„ oppositifolia	7,29
Achillea atrata	7,27
Gentiana Clusii	7,24
Achillea atrata	7,23
Gentiana Clusii	7,22
Ranunculus alpestris	7,17
Primula minima	7,15
Saxifraga aizoon	7,13
„ „	7,12
Primula minima	7,12
„ auricula	7,03
Ranunculus alpestris	7,03
Saxifraga bryoides	6,96
„ aizoides	6,85
Achillea atrata	6,85
Gentiana Clusii	6,82
Primula minima	6,71
Saxifraga bryoides	6,71
Achillea atrata	6,62
Leontopodium alpinum	6,53
Gentiana Clusii	6,48
Rhododendron ferrugineum . .	6,47
Ranunculus alpestris	6,43
Achillea moschata	6,42
„ „	6,38
Veronica alpina	6,35
Rhododendron ferrugineum . .	6,33
Achillea moschata	6,29
Ranunculus alpestris	6,20
Veronica aphylla	6,17
Achillea moschata	6,16
Chrysanthemum alpinum . .	6,10

	pH-Wert des Bodens:
Rhododendron ferrugineum	6,07
Saxifraga oppositifolia	6,05
Chrysanthemum alpinum	6,02
„ „	5,92
Silene acaulis	5,91
Achillea moschata	5,85
Chrysanthemum alpinum	5,82
Cardamine resedifolia	5,82
Gentiana Kochiana	5,80
Chrysanthemum alpinum	5,78
Gentiana Kochiana	5,57
Sesleria disticha	5,54
Chrysanthemum alpina	5,45
Rhododendron intermedium	5,43
Primula minima	5,38
Rhododendron ferrugineum	5,37
Hornsteinkalk:	
Primula auricula	7,72
Veronica aphylla	7,64
Draba aizoides	7,64
Primula auricula	7,63
„ „	7,63
Saxifraga aizoon	7,63
Veronica fruticans	7,62
Rhododendron hirsutum	7,61
Hieraceum villosum	7,61
Saxifraga aizoon	7,60
„ oppositifolia	7,60
Thesium pyrenaicum	7,57
Saxifraga aizoon	7,55
Rhododendron intermedium	7,54
Saxifraga aizoon	7,50
Rhododendron hirsutum	7,47
Anemone alpina	7,45
Saxifraga oppositifolia	7,37
Rhododendron hirsutum	7,36
Saxifraga oppositifolia	7,35
„ aizoon	7,33
Crepis blattarioides	7,31
Saxifraga aizoon	7,30
„ oppositifolia	7,30
Sesleria coerulea	7,27
Lycopodium Selago	7,26
Rhododendron ferrugineum	7,26
„ hirsutum	7,20
Dryas octopetala	7,17
Saxifraga aizoon	7,16
„ oppositifolia	7,11
Rhododendron ferrugineum	7,10
Sesleria coerulea	6,93
Rhododendron ferrugineum	6,91
„ intermedium	6,83
„ ferrugineum	6,82
„ intermedium	6,78
„	6,78
Dryas octopetala	6,74

	pH-Wert des Bodens:
Gentiana germanica	6,70
Primula auricula	6,58
Rhododendron ferrugineum	6,47
„ „	6,45
Rhododendron hirsutum	6,40
„ „	6,38
„ „	6,32
„ intermedium	6,30
„ ferrugineum	6,20
„ „	6,17
Primula auricula	5,95
Rhododendron ferrugineum	5,85
„ „	5,78
„ „	5,77
Nardus stricta	5,72
„ „	5,64
„ „	5,60
„ „	5,58
Rhododendron ferrugineum	5,41
„ „	5,28
„ intermedium	5,25
„ ferrugineum	5,24
„ „	5,16
„ „	5,14
„ „	5,10
Nardus stricta	5,21
Rhododendron intermedium	5,17
Nardus stricta	5,06
Rhododendron ferrugineum	5,01
„ intermedium	4,92
Nardus stricta	4,75
Rhododendron ferrugineum	4,70
„ intermedium	4,67
„ „	4,67
„ ferrugineum	4,45
Nardus stricta	4,44
Rhododendron ferrugineum	4,42
„ intermedium	4,38
„ ferrugineum	4,37
„ „	4,34
„ „	4,32
„ „	4,07
Serpentin und Strahlstein:	
Rhododendron ferrugineum	7,03
„ „	6,57
Gentiana Kochiana	6,43
Primula minima	6,43
Saxifraga aizoon	6,38
Rhododendron ferrugineum	6,38
„ „	6,37
Loiseleuria procumbens	6,35
Gentiana Kochiana	6,35
Parnassia palustris	6,18
Gentiana Kochiana	6,06
Rhododendron ferrugineum	5,91
Primula minima	5,85

	pH-Wert des Bodens:
Loiseleurica procumbens	5,85
Sesleria disticha	5,48
Rhododendron ferrugineum	5,41
„ „	5,22
„ „	4,45
Amphibolit (Ehrenbachhöhe):	
Gentiana Kochiana	5,77
„ „	5,58
Rhododendron ferrugineum	5,40
Diabasporphyritschiefer und andere Grünschiefer:	
Saxifraga aizoon	7,72
„ „	7,37
Pinguicula alpina	7,24
Chrysanthemum atratum	7,24
Saxifraga aizoides	7,23
Hutchinsia alpina	7,18
Saxifraga aizoon	7,18
„ oppositifolia	7,18
Achillea atrata	7,11
Veronica aphylla	7,10
Ranunculus alpestris	7,10
Achillea atrata	7,09
Dryas octopetala	7,06
Saxifraga bryoides	6,98
Dryas octopetala	6,90
Rhododendron ferrugineum	6,87
Achillea atrata	6,84
Chrysanthemum atratum	6,82
„ alpinum	6,82
Sesleria coerulea	6,76
Rhododendron ferrugineum	6,73
Achillea atrata	6,72
„ „	6,71
Cardamine resedifolia	6,71
Hutchinsia alpina	6,66
Dryas octopetala	6,60
Hutchinsia alpina	6,56
Achillea moschata	6,55
Chrysanthemum alpinum	6,52
Cardamine resedifolia	6,52
„ „	6,46
Achillea moschata	6,45
„ atrata	6,45
Saxifraga oppositifolia	6,45
Cardamine resedifolia	6,44
Chrysanthemum atratum	6,42
„ alpinum	6,42
Sesleria disticha	6,42
Achillea moschata	6,42
Sesleria coerulea	6,38
Ranunculus alpestris	6,36
„ „	6,34
Empetrum nigrum	6,34
Rhododendron ferrugineum	6,33
Chrysanthemum atratum	6,30
„ „	6,28
Cardamine resedifolia	6,28
Rhododendron ferrugineum	6,26
Dryas octopetala	6,23
Primula auricula	6,23
Chrysanthemum atratum	6,19
Rhododendron ferrugineum	6,15
Saxifraga bryoides	6,15
„ „	6,05
Chrysanthemum alpinum	6,05
Achillea atrata	6,05
Primula auricula	6,00
Rhododendron intermedium	5,88
Chrysanthemum alpinum	5,64
Rhododendron ferrugineum	5,44
Gnaphalium supinum	5,36
Veronica alpina	5,36
„ „	5,27
Sesleria disticha	5,19
Gentiana Kochiana	5,17
Rhododendron ferrugineum	5,07
Gentiana Kochiana	4,93
Sesleria disticha	4,52
Chloritschiefer:	
Saxifraga aizoon	6,87
Rhododendron hirsutum	6,70
„ intermedium	6,47
Chrysanthemum alpinum	6,28
Saxifraga aizoon	6,08
Rhododendron intermedium	6,07
Sesleria disticha	6,07
Rhododendron ferrugineum	5,94
„ hirsutum	5,81
Veronica bellidioides	5,81
Rhododendron ferrugineum	5,79
Chrysanthemum alpinum	5,74
Nardus stricta	5,73
Rhododendron hirsutum	5,67
Chrysanthemum alpinum	5,56
Rhododendron ferrugineum	5,54
Gentiana Kochiana	5,38
Rhododendron ferrugineum	5,31
„ „	5,25
„ „	5,07
Sesleria disticha	4,47
„ „	4,36
Hornblendeschiefer:	
Veronica aphylla	7,46
„ alpina	7,03
Dryas octopetala	7,03
Primula auricula	6,97
Saxifraga aizoon	6,84
„ oppositifolia	6,69
Primula minima	6,69
Saxifraga aizoon	6,45
Chrysanthemum alpinum	6,44

	pH-Wert des Bodens:
Primula auricula	6,34
„ minima	6,34
Dryas octopetala	6,18
Gentiana Kochiana	5,90
Veronica bellidioides	5,84
Achillea moschata	5,80
Rhododendron ferrugineum	5,77
Primula minima	5,76
Gentiana Kochiana	5,58
„ „	5,29
Sesleria disticha	5,11
Chrysanthemum alpinum	5,00
Ton- und Grauwackenschiefer:	
Hieraceum intybaceum	6,31
Chrysanthemum alpinum	6,16
Deschampsia caespitosa	6,08
Gnaphalium supinum	6,05
Gentiana Kochiana	5,72
Campanula barbata	5,56
Antennaria dioica	5.56
Primula minima	5,51
„ „	5,47
Campanula barbata	5,46
Soldanella pusilla	5,40
Hieraceum intybaceum	5,38
Gentiana Kochiana	5,37
„ „	5,37
Lycopodium selago	5,31
Veronica bellidioides	5,27
Gentiana Kochiana	5,26
„ „	5,23
Loiseleuria procumbens	5,21
Phyteuma hemisphaericum	5,21
Gentiana Kochiana	5,17
Chrysanthemum alpinum	5,14
Sesleria disticha	4,95
Gentiana Kochiana	4,87
Gentiana Kochiana	4,84
Loiseleuria procumbens	4,63
Raibler Mg-Mergelsandstein:	
Gentiana Kochiana	6,27
„ „	6,27
Sibbaldia procumbens	6,11
Chrysanthemum alpinum	6,07
„	5,88
„ „	5,87
Veronica alpina	5,86
Cerastium trigynum	5,86
Chrysanthemum alpinum	5,86
Rhododendron intermedium	5,75
„ „	5,66
„ ferrugineum	5,46
„ „	5,31
„ intermedium	4,36
Buntsandstein:	
Rhododendron ferrugineum	5,59
Gentiana Kochiana	5,46
Quarzphyllit:	
Gentiana Kochiana	5,47
Chrysanthemum alpinum	5,27
Granitgneis:	
Primula minima	5,40
„ „	5,15
Rhododendron ferrugineum	5,02
Chrysanthemum alpinum	5,00
„ „	4,91
Rhododendron ferrugineum	4,83
Chrysanthemum alpinum	4,66
Rhododendron ferrugineum	4,43
Chrysanthemum alpinum	4,37
Sesleria disticha	4,34
„ „	4,13

Literatur.

1) Aman J., Contribution à l'étude de l'édaphisme physico-chimique. Bull. de la Soc. Vaudoise Sc. Nat. **52,** 1919 (S. 363ff.).

2) Arndt, Th. und Siemers, W., Zur Methodik der pH-Bestimmung mit der Chinhydronelektrode (Lab. II der Moor-Versuchsstation, Bremen). Zeitschr. f. Pflanzenernähr. und Düngung 1926.

3) Arrhenius, O., Kalkfrage, Bodenreaktion und Pflanzenwachstum. Berlin 1926.

4) Barnette, R. M., Gerretsen, F. C. Hissink und van der Spek, J., De colorimetrische Bepaling van den Zuurgraad van den Grond. Chem. Weekblad 21. 12., 1924.

5) Barnette, R. M., Hissink, D. J. und van der Spek, J., Some remarks on the determination of the hydrogen ion concentration of the soil. Recueil des traveaux chimiques des Pays-Bas **15,** 1924.

6) Benz, J., Vegetationsverhältnisse der Lavanttaler Alpen. Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs, XIII, 2, 1922.

7) Biilmann, E., On the measurement of the hydrogen ion concentration in soil by means of the quinhydrone electrode. Journ. of Agric. Sciences **14**, 1924.

8) Bonnier, G., Recherches expérimentales sur l'adaption des plantes au climat alpine. Ann. d. Sc. nat. **7**, 20.

9) Braun-Blanquet, J., Etudes sur la vegetation méditerannéenne III. Concentration en ions H et calcimétrie du sol des quelques associations de la garigue languedocienne. Bull. de la Soc. Bot. de France XXIV, 1924.

10) Breazeale, J. F., Die Ernährung der Pflanze als ein elektrisches Phänomen betrachtet. Journ. of Agric., Research **24**, 41, 1923.

11) Brockmann-Jerosch, H. und Rübel, E., Die Einteilung der Pflanzengesellschaften nach ökologischen und physiognomischen Gesichtspunkten. Leipzig 1912.

12) de Candolle, A., Géographie botanique raisonée. Paris und Genf 1885.

13) Cajander, A. K., Der gegenseitige Kampf in der Pflanzenwelt. Festschr. für C. Schroeter. Veröffentl. d. Geobot. Inst. Rübel. Zürich 1925.

14) Chodat, F., La concentration en ion hydrogène du sol et son importance pour la constitution des formations végétales. Thèse. Genf 1924.

15) Christ, H., Das Pflanzenleben der Schweiz.

16) Clements, F. C., Plant indicators. The relation of plant communities to process and practise. Publ. of the Carnegie institution of Washington, Nr. 290. 1920.

17) — Plant succession. Publ. of the Carnegie institution of Washington. Nr. 242, 1916.

18) De Coulon, J., Nardus stricta. Etudes physiologiques anatomiques et embryologiques. Diss. Zürich 1923.

19) Dahm, P., Pflanzen und Reaktion ihres Substrates. Bonn 1925.

20) —, Beziehungen der Sphagneen und einiger untergetauchter Wasserpflanzen zum Kalkkarbonat. Jahrb. f. Wiss. Bot. **65**, 2, 1926.

21) von Dalla Torre, K. W., Die Farn- und Blütenpflanzen von Tirol, Vorarlberg und Lichtenstein. Innsbruck 1912.

22) Ebermayer, K., Über Alpenhumus. Bot. Jahresber. **1**, 8, 1884.

23) von Faber, Fr. C., Untersuchungen über die Physiologie der javanischen Solfatarenpflanzen. Flora, N. F., 18, 19 (Festschr. für von Goebel), 1925.

24) Firbas, F., Studien über den Standortscharakter auf Sandstein und Basalt. Beih. z. Bot. Zentralbl, Abt. 2, 1924.

25) Fischer, A., Wasserstoff- und Hydroxylionen als Keimungsreiz. Ber. d. D. Bot. Ges. **25**, 1907.

26) Fitting, H., Aufgaben und Ziele einer vergleichenden Physiologie auf geographischer Grundlage. Jena 1922.

27) —, Untersuchungen über die Auslösungen von Protoplasmaströmungen. Jahrb. f. wiss. Botanik 1925.

28) Fliche, P. et Grandeau, L., De l'influence de la composition chimique du sol sur la végétation du Pin maritime. Ann. de Chim. et de Phys. **4**, 19, 1873.

29) Fries, Th. C. E., Die Rolle des Gesteinsgrundes bei der Verbreitung der Gebirgspflanzen in Skandinavien. Upsala 1925.

30) —, Über primäre und sekundäre Standortsbedingungen. Svensk Botanisk Tidskrift **19**, 1925.

31) Gillot, F., Influence de la composition minéralogique sur la végétation (colonies végétales hétérotropiques). Bull. de la Soc. Bot. de France **41**, 1894.

32) Glinka, K., Typen der Bodenbildung. Berlin 1914.

33) Gola, G., Studi sui rapporti tra la distributione delle pianti e la constituzione fisicochimica del suolo. Ann. di Bot. **3**, 1905.

34) Groh, A. W., Die Anwendung des Auspressens von Erde zur Ermittlung des Gehaltes des Bodens an gelösten Kalksalzen in verschiedenen Jahreszeiten

und unter verschiedenen Pflanzen mit Berücksichtigung der Beziehungen zur Struktur des Bodens. Int. Mitt. für Bodenkunde **13**, 107, 1923.

35a) Hegi, G., Beiträge zur Pflanzengeographie der bayerischen Alpenflora. Ber. d. bayer. Bot. Ges. **10**, 1905.

35b) —, Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München 1906—1926.

36) —, Vegetationsverhältnisse des Schachengebietes. 6. Ber. d. Ver. zum Schutze u. Pflege der Alpenpflanzen. Bamberg 1907.

37) Hilbig, R., Bodenreaktion und Wachstum von Kulturpflanzen. Bot. Arch. **15**, 385, 1926.

38) Hissink, D. J. und van der Spek, J., Die pH-Bestimmung des Bodens nach der Biilmannschen Chinhydronelektrode. Zeitschr. f. Pflanzenernähr. und Düngung 1926.

39) —, Das Wesen des Säuregrads im Boden. Chem. Weekblad 22, 1925.

40) Hoagland, D. R., Die Wirkung der Pflanze auf die Reaktion der Nährlösung. Kaliforn. Stac. Techn. Paper **12**, 16, 1923.

41) Jenny, H., Reaktionsstudien an schweizerischen Böden. Landwirtschaftl. Jahrb. der Schweiz 1925.

42) Kappen, H. und Beling, R. W., Über die Chinhydronelektrode und über die Beziehungen ihrer Resultate zu den Aziditätsformen der Böden. Zeitschr. f. Pflanzenernähr. und Düngung, Abt. A 6, 1, 1925.

43) Kerner, A., Über das sporadische Vorkommen sogenannter Schieferpflanzen im Hochgebirge, Verh. d. K. K. Zool. Bot. Ges. in Wien **13**, 1863.

44) —, Pflanzenleben **2**. Leipzig 1891.

45) Kinzel, W., Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung. Stuttgart 1913 u. 1915.

46) Kraus, Gr., Klima und Boden auf kleinstem Raum. Jena 1911.

47) Kurz, H., Hydrogen ion concentration in relation to ecological factors. Bot. Gaz. **76**, 1923.

48) Küster, E., Über chemische Beeinflussung der Organismen durcheinander. Vortr. und Aufs. über die Entwicklungsmechanik der Organismen **6**, 1909.

49) Lecoq, H., Etude sur la géographie botanique de l'Europe et en particulier sur la végétation du Plateau Central de la France, II. Paris 1854.

50) Link, G., Tabellen zur Gesteinskunde. Jena 1921.

51) Lüdi, W., Die Sukzessionen der Pflanzenvereine. Allg. Betrachtungen über die dynamisch-genetischen Verhältnisse der Vegetation in einem Gebiet des Berner Oberlands. Mitt. d. Nat. Ges. in Bern 1919, 1920.

52) —, Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentals und ihre Sukzessionen. Beitr. z. geobot. Landesaufnahme (Rübel) **9**. Zürich 1921.

53) Lundegardh, H., Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena 1925.

54) Magistad, O., Aluminium-Gehalt von Bodenlösungen. Soil Science **20**, 3, 1925.

55) Magnin, A., Les éléments de la flore calcifuge du Jura. Arch. de le flore Jur. **33**, 1904.

56) Malarski, F., Kolloidchem. Zeitschr. **23**, 113.

57) Merkenschlager, F., Methoden zur physiologischen Diagnostik der Kulturpflanzen, dargestellt am Buchweizen. Fortschr. d. Landw. 1926.

58) Mevius, W., Beiträge zur Physiologie „kalkfeindlicher" Gewächse. Jahrb. f. Wiss. Bot. **60**, 147, 1921.

59) —, Wasserstoffionenkonzentration und Permeabilität bei „kalkfeindlichen" Gewächsen. Jahrb. f. Wis. Bot. **16**, 641, 1924.

60) —, Reaktion des Bodens und Pflanzenwachstum. In „Naturwissenschaft und Landwirtschaft", Heft 11. Freising-München 1927.

61) Michaelis, L., Die Wasserstoffionenkonzentration. Berlin 1922.

62) —, Praktikum der physikalischen Chemie. 2. Aufl. Berlin 1926.

63) Nägeli, C., Über die Bedingungen des Vorkommens von Arten und Varietäten innerhalb ihres Verbreitungsbezirkes. Bot. Mitt. München 1866 und Sitzungsber. d. Kgl. Bayer. Akad. d. Wiss. **2,** 1865.

64) Niklas, H. und Hock, A., Bestimmung der Wasserstoffionenkonzentration von Böden auf kolorimetrischem Wege. Zeitschr. f. angew. Chemie **38,** 150, 1925.

65) —, —. Die elektrometrische Titration unter Anwendung von Chinhydron. Zeitschr. f. angew. Chemie **38,** 407, 1925.

66) — und Vogel, F., Sind die sogenannten sauren Düngemittel allein schuld an den ungünstigen Veränderungen der Bodenreaktion? Zeitschr. f. Pflanzenernähr. und Düngung, B IV, 1925.

67) Oehlkers, F., Beitrag zur Kenntnis der Sporenbildung bei den Saccharomyceten. Jahrb. f. wiss. Bot. **63,** 1, 1924.

68) Olsen, C., Studies in the hydrogen ion concentration of the soil and its significans to the vegetation, especially to the natural distribution of plants. Comptes-Rendus de Traveaux du Lab. Carlsberg **15,** 1. Kopenhagen 1923.

69a) Paul, H., Zur Kalkfeindlichkeit der Torfmoose. Ber. d. D. Bot. Ges. **24,** 1906.

69b) —, Die Kalkfeindlichkeit der Sphagneen und ihre Ursachen usw. Mitt. d. bayer. Moorkulturanstalt, H. 2, S. 63ff. 1908.

70) Pierre, W. H., Die Wasserstoffionenkonzentration von Böden, eine Folge der Kohlensäure und des Verhältnisses Boden zu Wasser und über die Natur dieser Bodenazidität. Soil Sc. **20,** 1925.

71) Ramann, E., Bodenkunde. Berlin 1911.

72) —, Bodenbildung und Bodeneinteilung. Berlin 1918.

73) — und Sallinger, H., Zur Frage der Indikatoren für Aziditätsbestimmungen in Böden. Zeitschr. f. analyt. Chemie **23,** 1923.

74) Rost, C. O. und Flieger, E. A., Der Einfluß des Trocknens auf die Azidität von Bodenproben. Soil Sc. **60,** 297, 1924.

75) Rübel, E., Geobotanische Untersuchungsmethoden. Berlin 1922.

76) — und Schroeder, C. und Brockmann-Jerosch, H., Programme für geobotanische Arbeiten. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. **26,** 1926.

77) —, Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes. Engl. Bot. Jahrb. 1911 und Leipzig 1922.

78) Rudolfs, W., Wirkung der Samen auf die Wasserstoffionenkonzentration von Salzlösungen. Bot. Gaz. **74,** 215, 1922.

79) —, Über auswählende Ionenadsorption durch Samen. Soil Sc. **20,** 1925.

80) Salisbury, E. J., The incidence of species in relation to soil acidity. Journ. Ecol. **13,** 149, 1925.

81) —, The soils of Blakeney Point: A study of soil reaction and succession in relation to the plant covering. Ann. of. Bot. **36,** 1922.

82) Scharfetter, R., Über die Artenarmut der ostalpinen Ausläufer der Zentralalpen. Österr. Bot. Zeitschr. 1909.

83) Schimper, A. F. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.

84) Schroeter, C., Pflanzenleben der Alpen. Zürich 1908.

85) —, Bodenzeigende Pflanzen der Schweiz. In H. Moos, Ziele und Wege der Landwirtschaftlichen Abteilung der eidgen. techn. Hochschule (Katalog der Ausstellung von Lausanne 1910).

86) Sendtner, O., Die Vegetationsverhältnisse Südbayerns nach den Grundsätzen der Pflanzengeographie. München 1854.

87) Sörensen, S. P. L., Enzymstudien II. Biochem. Zeitschr. **21,** 1909.

88) Stocklasa, J., Über die Verbreitung des Aluminiums in der Natur. 1922.

89) —, Methoden zur biochemischen Untersuchung des Bodens. Handb. d. biol. Arbeitsmethod. (Abderhalden) XI, 3, 1, 1924.

90) Swanson, C. O., Gainey, P. L. und Latshaw, W. L., Der Ca-Gehalt des Bodens in Beziehung zu seiner absoluten Reaktion. Soil Sc. **17,** 181, 1924.

91) Thurmann, A., Essai de phytostatique applicable à la chaine du Jura. Genf 1849.

92) Trénel, G., Ein tragbares Gerät zur elektrometrischen Bestimmung der Bodenazidität. Int. Mitt. f. Bodenk. **14,** 27, 1925.

93) Tschermadt, L., Alpenhumus. Zentralbl. f. d. ges. Forstwes. **65,** 1921.

94) Unger, F., Über den Einfluß des Bodens auf die Verteilung der Pflanzen. Wien 1836.

95) Vallot, Recherches physico-chimiques sur la terre végétale et ses rapports avec la distribution géographique des plantes. Paris 1883.

96) Vierhapper, Fr., Die Kalkschieferflora in den Ostalpen. Österr. Bot. Zeitschr. **70,** 261 und **71,** 30, 1921.

97) Vogler, P., Beobachtungen über die Bodenstetigkeit der Arten im Gebiet des Albulapasses. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. **11,** 1911.

98) Vollmann, F., Flora von Bayern. Stuttgart 1914.

99) Warming, E. und Graebner, E., Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Berlin 1918.

100) Wherry, A soil azidity map of a Long Island wild gard. Ecology **4,** 1923.

101) Wiegner, G., Boden und Bodenbildung in kolloidchemischer Betrachtung. Dresden und Leipzig 1924.

102) Wilczek, Voyage botanique de M. M. Burnat, Briquet, Cavillier, Wilczek et Abressol dans le Valais supérieur. Bull. de la Murithienne 24. Lion 1916.

103) Wlodek, J. und Strzemienski, K., Untersuchungen über die Beziehungen zwischen den Pflanzenassoziationen und der Wasserstoffionenkonzentration in den Böden des Chocholawska-Tales (Tatra, Polen). Krakau 1925.

104) Kopaczewski, W., Les ions d'hydrogène. Paris 1926.

Nachtrag:

105) Lämmermayr, L., Materialien zur Systematik und Ökologie der Serpentinflora I. Sitzber. d. Akad. d. W. i. Wien. Math.-naturw. Kl. I, **135,** 9; 1926.

Geologische Karten.

Dacqué, E., Geologische Spezialkarte Schliersee-Spitzingsee 1:25000.

Ohnesorge, Th., Geologische Spezialkarte der Umgebung von Kitzbühel 1:25000.

—, Geologische Spezialkarte der Geissteingegend 1:25000 (im Druck, noch nicht erschienen).

—, (Geol. Bundesanstalt Wien), Blatt Rattenberg 1:75000.

Reis, O., Geologische Spezialkarte des Wettersteingebirges 1:25000.

Über die Zygotenbildung bei Basidiobolus ranarum Eidam. II.

Von **Zygmunt Wóycicki.**

(Mit Tafeln I u. II.)

Als nach dem Aufsatz A. Karstens vom Jahre 1908, im Jahre 1911 die Arbeit A. Tröndles unter dem Titel „Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von Spirogyra usw." erschien, hielt ich es für nötig, mein Material, betreffend Basidiobolus ranarum Eidam zu revidieren. Die begonnene Untersuchung war ich jedoch gezwungen zu unterbrechen und erst der Artikel G. Lakons, veröffentlicht in Heft II, Band 65 vom Jahre 1926 der Zeitschrift „Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik", zwang mich zur Wiederaufnahme meines Studiums.

Indem ich durchaus nicht die Absicht hege, die Einzelheiten der Betrachtungen Lakons über die Zugehörigkeit der Basidiobolus zur Gruppe der Entomophtoraceae zu analysieren, möchte ich hingegen, an dieser Stelle nur einige Entwicklungsmomente der Zygote berühren, die ein gewisses neues Licht auf diese Frage werfen könnten.

Als ich im Jahre 1903 die Resultate meiner Beobachtungen über genannten Pilz veröffentlichte, stand ich auf dem damals allgemein geteilten Standpunkt, nämlich, daß die Bildung sogenannter „Schnabelfortsätze" mit dem Prozeß der sexuellen Differenzierung der Kerne verbunden sei (Chmielewskij, 1890, Fairchild, 1897).

Nach meiner Überzeugung jedoch konnte sich der Prozeß der generativen Kernteilung nicht darauf beschränken und müßte, wie jede Reduktionsteilung, auch eine zweite Phase besitzen[1]).

---

1) „. . . bei Basidiobolus, ebenso wie bei Spirogyra, in die Zygote geschlechtlich noch nicht völlig differenzierte Kerne eintreten, daß der Differenzierungsprozeß sich noch in der Zygote selbst vollzieht" (Z. Wóycicki, 1903, S. 93). Meine damalige Auffassung war jedoch durchaus falsch von Guilliermond (1913) verstanden. Er schreibt: „. . . Wóycicki a constaté cependant que le noyau des cellules copulantes . . . subit non pas une, mais plusieurs divisions . . .". Ein wenig weiter bemerkt er: „. . . Après le passage du noyau mâle dans la cellule

Ich glaubte daher, daß diesem Stadium die vierkernige Zygote entspreche, welche, nach Verlust zweier Kerne, die zwei anderen beibehielt; diese letzteren sollten sich, wie ich damals annahm, miteinander verschmelzen und auf solche Weise die einkernige Zygospore geben. Auf diese Annahme fußend, betrachtete ich das Myzel als 2 X Generation, während die Generation X sich auf die Reduktionsmomente beschränken sollte, wie auch auf die, welche der Kopulation der Kerne voraufgehen. Im Anschluß an diese Anschauungen verteidigte ich meinen Standpunkt gegen die Vorwürfe Lotsys im Jahre 1907[1]).

Jedoch bei Durchmusterung meiner aus dem Jahre 1903 stammenden Präparate, wie auch der, welche ich im Jahre 1911 bereitet, gelang ich zur Überzeugung, daß der Prozeß der Zygotenbildung bei Basidiobolus ranarum Eidam sich ähnlich abspielt, wie bei Spirogyra[2]).

Denn erst jetzt fand ich die Kopulation der Kerne in sehr jungen Zygoten[3]). Diese Zygoten besitzen eine dünne Haut, einen Inhalt, reich an größeren und kleineren, stark lichtbrechenden Körpern (Öltropfen) und Kerne, die sich mit den breiten Flächen kopulieren (Taf. I, Fig. 2). Außer dem Nukleolus oder Karyosom (Loewenthal, l. c.) färbt sich der übrige Teil des Karyotins ziemlich schwach, und bildet sehr dünne Fasern, die vom Nukleolus bis zur Kernwand verlaufen; niemals jedoch gelang es mir solche Bilder zu erhalten, welche den Zeichnungen 13 u. 14, Taf. XIV Fairchilds genau entsprechen könnten.

Nach Meinung des genannten Autors haben beide Kerne vor ihrer Kopulation fast ihre ursprüngliche Größe erreicht und zeigen auf das deutlichste ein oder mehrere gewundene, gleichmäßige, dicke Fädchen, an welchen in ziemlich großen Entfernungen voneinander, die Chromatinscheibchen als stärker sich färbende Körner leicht zu erkennen sind[4]). An meinen Präparaten verhält sich die Sache etwas anders; denn die beiden Kopulationskerne unterscheiden sich bedeutend von den Kernen des vegetativen Myzels. Während die letzteren groß sind ($5 \times 5\ \mu$ eventuell $5 \times 7\ \mu$), was übrigens auch aus den Zeichnungen Fairchilds (Taf. XIII, Fig. 1)[5]), wie aus Fig. 1, 2, 3, 4, Taf. I, Raciborskis er-

femelle, les deux noyaux sexuels subissent encore une ou plusieurs divisions directes cette fois . . ." (l. c. S. 432).

1) Z. Wóycicki, Ber. d. D. b. G. 1907.

2) G. Karsten, Flora, 1908; A. Tröndle, Zeitschrift f. Botanik 1911.

3) Gerade das Fehlen dieser Phase war die Ursache meiner irrtümlichen Anfassung des ganzen Prozesses im Jahre 1903.

4) G. Fairchild, l. c. S. 292.

5) M. Raciborski, 1899.

sichtlich, sind die verschmelzenden Kerne um vieles kleiner (2×3 μ eventuell $2{,}5 \times 3$ μ).

Die Umfänge der Karyosomen der generativen Kerne betragen durchschnittlich 1×1 μ eventuell $1 \times 1{,}5$ μ dagegen der Karyosomen vegetativer Kerne ungefähr 3×3 μ eventuell $3 \times 3{,}7$ μ. Die kopulierenden Kerne an meinen Präparaten erinnern mehr an die Kerne, welche wir auf Fairchilds Taf. XIII, Fig. 10 sehen, oder auch an die, welche W. Loewenthal[1]) auf Taf. XI, Fig. 67 zeigt. Übrigens legt auch Loewenthal Gewicht darauf, denn „Die Tochterkerne in den jungen Zygoten entsprechen auch auf Schnitten nicht Fairchilds Darstellung“[2]).

Die folgenden Momente der Kopulation sehen wir auf Taf. I, Fig. 3, 4 u. 5. Also auf Fig. 3 u. 4 haben wir eine Zygote mit einem zwei Karyosomen enthaltenden Kern; auf Fig. 5 solchen Kern, der aus der Kopulation hervorgegangen ist und einen größeren Karyosom enthält. Es unterliegt daher keinem Zweifel, daß die Beobachtungen von Chmielewskij (1890), von Raciborski (1896) und Fairchild (1897), betreffend die Kopulation der Kerne in den ersten Momenten der Zygotenbildung durchaus richtig waren.

Erwähnenswert ist auch, daß es Raciborski sogar gelang, eine obengenannte Kopulation bedeutend zu beschleunigen. „Durch Austrocknen“ sagt er „kann man den Prozeß der Kopulation der Zellkerne etwas beschleunigen, schon in 3 Tagen haben manche Zygoten nur einen Kern“[3]).

Hier jedoch drängt sich die Vermutung auf, daß das Austrocknen nicht nur die Verschmelzung der Kerne beschleunigt hat, aber auch weitere Prozesse, so, daß die einkernige Zygospore Raciborskis nach 3 Tagen wahrscheinlich, wie wir weiter sehen werden, einen anderen Wert hatte, als er annahm.

Wie wir aus den Arbeiten von G. Karsten (1908) und A. Tröndle (1911) wissen, bestehen bei den Spirogyren große Unterschiede betreffs der Momente des Reduktionsteilungsprozesses. Bei Sp. jugalis z. B. hat Karsten die Reduktion erst vor der Keimung der Zygote beschrieben, wogegen bei Sp. calospora, Sp. longata und Sp. neglecta genannte Akte sich in der Zygote unmittelbar nach der Kernkopulation abspielen (Tröndle 1911).

1) W. Loewenthal, l. c. S. 411.
2) W. Loewenthal, l. c. S. 411.
3) M. Raciborski, 1896, S. 130.

Ein ganz ähnlicher Vorgang findet in der Zygospore bei der Basidiobolus ranarum Eidam statt. Auch hier, in noch jungen Zygoten, deren Haut nicht dicker als 0,7—1 μ ist, teilt sich der Kopulationskern und die davon abstammenden Elemente sind gewöhnlich miteinander durch Brücken verbunden (Taf. I, Fig. 6), die etwas an die für Entomophtora (L. W. Riddle 1906), so wie auch für Cladophora (N. Carter, 1919; T'Serclaes, 1922) charakteristischen Verhältnisse erinnern, oder an die Fig. 77 van Wisselinghs vom Jahre 1921, welche die Kernteilung bei Spirogyra triformis nach Verweilen in Ätherlösung illustriert. Diese zwei Kerne, welche die Struktur der Vorkopulationskerne aufweisen, teilen sich bald darauf wieder (Taf. II, Fig. 7 u. 8), indem sie die „Tetraden"-Kerne schaffen.

Die Teilung der „Dyaden"-Kerne (Taf. II, Fig. 7 u. 8), ist so primitiv, daß sie uns sehr an Amitose erinnert, worauf ich schon im Jahre 1903 aufmerksam machte. Ebenfalls muß hervorgehoben werden, daß der ganze Prozeß sich bei Basidiobolus auf dem sehr beschränkten Gebiete der Zygote vollzieht, nämlich in ihrem Zentrum, das viel weniger lichtbrechende Körper enthält, als die der Wand anliegende Zone. Gerade dieser einfache Charakter der Kinese stellt das bisher unüberwundene Hindernis für die Berechnung der Chromosomenzahl dar und raubt uns dadurch die Möglichkeit einer mathematischen Feststellung der Reduktionsteilung[1]). Der Verlauf des Prozesses jedoch und der eigentümliche Charakter der Kerne, sowohl der „Dyaden" (Taf. I, Fig. 6), wie auch „Tetraden" (Taf. II, Fig. 9 u. 10), sind sehr typisch für genannten Akt.

Je nach der Reifung der Zygote degenerieren drei Kerne nacheinander, was nach Fig. 19 des Textes Tröndles (1911) zu urteilen, sich ebenfalls bei der Spirogyra vollzieht; während jedoch bei der Spirogyra die degenerierenden Kerne ihre Dimensionen ständig verringern, bleiben sie bei Basidiobolus in den ersten Momenten entweder unverändert oder schwellen sogar etwas an.

Die Degeneration zeigt sich vor allem: 1. in dem Verschwinden der regelmäßigen, kugeligen Konturen, 2. in der Abnahme des Karyosomvolumens und 3. in der bedeutend schwächeren Färbung der Haut, des Karyosoms wie auch des übrigen Inhalts der Kerne.

Auf diese Weise wird die Zygote allmählich dreikernig (Taf. II, Fig. 11), dann zweikernig und endlich einkernig (Taf. II, Fig. 12)[2]).

---

1) Siehe A. Weismann, 1913, I, S. 258.

2) Auf dieser Figur kann man auch noch Reste des Nachbarkerns unterscheiden.

Man kann daher an dieser Stelle die Worte Tröndles wiederholen: „Damit ist das Einkernstadium der Zygote erreicht“ [1]).

Aber auch eine solche Zygote enthält noch eine Menge stark lichtbrechender Körper, die wie auch früher, zahlreich in äußeren Schichten des Protoplastes auftreten. Nicht immer jedoch geht die Teilung der Dyaden in Tetraden so früh vor sich; sie kann auch später eintreten, wenn die Haut der Zygoten schon genügend dick ist. Damit könnte vielleicht auch meine frühere Auffassung der so spät sich teilenden Kerne erklärt werden. Auch haben die Tetradenkerne nicht immer solchen Charakter, wie wir auf Taf. II, Fig. 9 u. 10 sehen. Denn es treten von Zeit zu Zeit Zygosporen auf, mit Kernen, in denen das Karyosom geradezu riesig ist, und der Rand des definitiven Kernes ist mit kleinen Flecken der Substanz bedeckt, die sich ebenso stark färbt wie das Karyosom. Auf Grund dieser Erörterungen scheinen mir die Prozesse, die sich während der Zygotenbildung bei Basidiobolus abspielen, auf folgende Weise erklären zu lassen: 1. die Gametenkerne verschmelzen miteinander (wie bei Spirogyra); 2. darauf entstehen ohne Ruheperiode die Dyadenkerne und dann die Tetradenkerne, d. h. ähnlich wie bei Spirogyra, in der Zygote findet die Reduktion statt; 3. drei Zygotenkerne degenerieren in der Regel, einer dagegen, wie dies auch bei der Spirogyra der Fall ist, besteht weiter und stellt den eigentlichen Zygosporenkern dar. Die Zygote bei Basidiobolus ist also mit den Worten Tröndles sprechend „Sporenmutterzelle und Spore zugleich“ [2]).

Mit anderen Worten es stellt das Myzel bei Basidiobolus so, wie die Fäden der Spirogyra, eine lang dauernde Phase X dar, während die Phase 2 X ephemerisch ist und sich in der Zygote auf den Moment der Existenz des Verschmelzungskernes beschränkt.

Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, glaube ich, daß die Beobachtung Eidams, die 10 Jahre später von Raciborski geprüft wurde, leicht verständlich ist. Ihrer Untersuchung nach, kann man in keimenden Zygoten je zwei Kerne beobachten, die bis in das Myzel vordringen, dann auseinandergehen und wie Eidam behauptet, sich durch eine Wand trennen. Nach meiner Annahme ist dies nichts anderes als ein Prozeß der Bildung von zwei reduzierten Sporen [3]), die beide dicht aneinanderliegend, an der Organisierung des Myzels der Phase X teilnehmen.

1) A. Tröndle, 1911, S. 608.
2) A. Tröndle, 1911, S. 613.
3) Nach dem Verschwinden der zwei Kerne.

Dahingegen würde vom Standpunkt Eidams und Raciborskis das „normale“ Myzel die Phase 2 X darstellen, das jedoch, welches aus der Zygote mit freien Kernen entstanden, in welcher, wie sich Loewenthal ausdrückt, „eine Befruchtung gar nicht stattgefunden hat[1])“ den Wert der Phase X besitzen.

Es bliebe noch die Erklärung der Bedeutung und des Charakters der sogenannten „Richtungszellen“, so sehr charakteristisch für Basidiobolus. Ich meine, daß Loewenthal recht hatte, als er schrieb: „Auffällig ist, daß ebenso wie die Gameten, so auch die Richtungszellen, den beiden anderen gleichwertig, ursprünglich Gameten waren“[2]).

Zum Schluß kommend, muß ich mit Nachdruck dem theoretischen Standpunkt, welchen Lotsy 1907 vertrat, recht geben. In der Besprechung der Arbeiten Overtons und Chmielewskijs über die in Zygoten bei Spirogyren stattfindenden Prozesse, schreibt er: „Aus theoretischen Gründen wäre es wahrscheinlicher, wenn drei zugrunde gingen und nur einer übrig bliebe“[3]). Und bereits im folgenden Jahre haben Karsten (1908) und vier Jahre darauf Tröndle (1911) voll und ganz diese Voraussehung bestätigt. Was den Basidiobolus betrifft, so vermutete Lotsy: „Vielleicht hat er (Wóycicki) Teilungen, welche nach der Kopulation stattfanden, als präkonjugale aufgefaßt“[4]). Daß es sich in der Tat so verhielt, bezeugt diese Arbeit, nicht nur in keiner Hinsicht aufhebend, im Gegenteil, voll und ganz den Standpunkt H. Schenks aus dem Jahre 1923[5]) bestätigend.

Und noch eine kleine Bemerkung. Nach Lakon war das Feststellen der spezifischen Art der Zellwandbildung bei Basidiobolus das Verdienst Olives (1906). Erinnern muß ich jedoch, daß die erste Beobachtung schon von Raciborski (1890) stammt; die Richtigkeit derselben bestätigte ich im Jahre 1903[6]).

Warschau, Institut für Allgemeine Botanik.

1) W. Loewenthal, l. c. S. 414.

2) W. Loewenthal, l. c. S. 413.

3) J. P. Lotsy, l. c. S. 199.

4) J. P. Lotsy, l. c. S. 201.

5) Genannter Autor schreibt über Vorgänge, die sich in den Zygoten bei Basidiobolus abspielen: „In diesen Vorgängen und auch in der Struktur der Zellkerne zeigen sich Ähnlichkeiten mit Konjugaten“ (Lehrbuch der Botanik, Jena, 1923, S. 383).

6) „Die Querscheidewand der Zelle“ schrieb ich „bildet sich von der Peripherie aus nach dem Zentrum zu, in Gestalt eines Diaphragmas, welches allmählich seine Öffnung verengert“ (l. c. S. 96).

Zitierte Literatur.

Carter, N., Ann. of Bot. V, 34, 1919.
Chmielewskij, F., Trudy Nowoross. Obszcz. Jestiest., T. 13, 1888.
— Trudy O. J. Pr. J. Ch. Un., T. 25, 1890.
Eidam, Ed., Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. 4, H. 2, 1886.
Fairchild, D. G., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 30, H. 1, 1897.
Guilliermond, A., Progr. Rei Bot., Bd. 4, H. 3/4, 1913.
Karsten, G., Flora, Bd. 99, 1908.
Lakon, G., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 65, H. 2, 1926.
Lotsy, J. P., Vorträge über Bot. Stammesgeschichte, Jena 1907.
Loewenthal, W., Arch. f. Protistenkunde, Bd. 2, 1902.
Olive, E. W., Bot. Gaz. Vol. 41, 1906.
— Annal. Mycol., Bd. 5, 1907.
Raciborski, M., Flora, Bd. 82, 1896.
— Rozpr. Ak. Umiej., T. 14, s. 2, 1899.
Riddle, L. W., Prel. comm. Rhodora, Vol. 8, 1906.
Schenk, Lehrbuch der Botanik (Fitting, Schenk, Jost u. Karsten) Jena 1923.
Tröndle, A., Bot. Zeitg., Bd. 65, Abt. 1, 1907.
— Zeitschr. f. Bot., Bd. 99, 1911.
de T'Serelaes, J., La Cellule, T. 32, 1922.
Weismann, A., Vorträge über Deszendenztheorie, Jena 1913.
van Wisselingh, C., Beitr. z. Bot. Zentralbl., Bd. 38, Abt. 1, 1921.
— Ber. d. D. b. G., Bd. 25, 1907.
Wóycicki, Z., Flora, Bd. 93, 1904.
— Ber. d. D. b. G., Bd. 25, 1907.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1. Ruhende Kerne in den Schnäbeln. Loch zwischen Gameten schon gebildet Apochr. Zeiss 4 mm × Okul. N. 5. × 1440.

Fig. 2. Junge Zygospore mit zwei verschmelzenden Kernen. Kerngrenze von der Seite der Verschmelzung verschwindet teilweise.
Apochr. Zeiss 4 mm × Okul. N. 5. × 1440.

Fig. 3, 4. Zygospore nach Verschmelzung der Sexualkerne. Die zwei Karyosomen (K. I u. K. II) noch deutlich sichtbar. Bei *f S* in Fig. 4 wellige Umrisse des Kopulationskernes.
Fig. 3 photogr. mit Apochr. Zeiss 4 mm × Okul. N. 5. × 1440.
Fig. 4 photogr. mit Imm. Zeiss $^1/_{12}$ × Projektion Okul. N. 4. × 1100.

Fig. 5. Junge Zygospore mit Kopulationskern. Nur ein großes Karyosom. Bei *R. S.* die Schnabelzellen.
Apochr. Zeiss 4 mm × Okul. N. 5. × 1440.

Fig. 6. Zygospore während der Teilung des Verschmelzungskerns. Die zwei Tochterkerne miteinander durch ein dünnes Zwischenstück verbunden. Bei *R. S.* die Schnabelzellen.
Apochr. Zeiss 4 mm × Okul. N. 5. × 1440.

Tafel II.

Fig. 7, 8. Reifende Zygospore mit sich teilenden Dyadenkernen (D. I u. D. II). Protoplasma enthält zahlreiche stark lichtbrechende Körper. Hülle der Zygote ein wenig gebräunt.
Apochr. Zeiss 4 mm × Okul. N. 5. × 1440.

Fig. 9, 10. Zwei Schnitte von derselben Zygote mit vier Kernen. Zwei von Tetradenkernen (T. I u. T. II) haben ganz normale Struktur. Die zwei anderen (T. III u. T. IV) dagegen sind schon etwas degeneriert. Die Wand der Zygote dünn. Bei *R. S.* die Schnabelzellen.
Apochr. Zeiss 4 mm × Okul. N. 5. × 1440.

Fig. 11. Zygospore mit Tetradenkernen. Drei von diesen (T. I, T. II u. T. III) noch deutlich sichtbar, während der vierte (oben liegende) zugrunde geht. Protoplast dicht mit größeren und kleineren, stark lichtbrechenden Körpern verstopft. Apochr. Zeiss 4 mm × Okul. N. 5. × 1440.

Fig. 12. Alte Zygospore mit überlebendem Kern. Plasma der Zelle flockig und reich an lichtbrechenden Körpern (Öltropfen). Die dicke Wand ist schon in drei Schichten gespalten. Bei *R. S.* die Reste der Schnabelzellen.
Apochr. Zeiss 4 mm × Okul. N. 5. × 1290.

Untersuchungen über die Kohlensäureabgabe und Sauerstoffaufnahme bei keimenden Samen.

Von **Georg Frietinger.**

Mit 2 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Die pflanzliche Atmung wird festgestellt durch Abgabe von Kohlensäure und Aufnahme von Sauerstoff. Die Pflanze nimmt den zur Verbrennung der zu veratmenden Stoffe notwendigen Sauerstoff auf, bindet ihn an diese und scheidet eine entsprechende Menge Kohlensäure aus. In sehr vielen Fällen ist gefunden worden, daß die Kohlensäure- und Sauerstoffmengen stets im gleichen unveränderten Verhältnis stehen. Bei näherer Untersuchung findet man aber, daß dieses Verhältnis sehr veränderlich ist. Die abgeschiedene Kohlensäuremenge, die wir feststellen, ist das Endprodukt verschiedener äußerst komplizierter chemischer Prozesse und Vorgänge, deren Anfang und Ende wir vorderhand nur kennen. Auch der Sauerstoff ist in der Abwicklung dieser Veränderungen beteiligt, wann und in welcher Weise er in Tätigkeit tritt, wissen wir noch nicht.

Die Atmungsvorgänge kann man beeinflussen durch Licht, Wasser, Temperatur; eine Untersuchung zeigt, daß sie keine stets gleich verlaufenden Prozesse darstellen. Man findet die Kohlensäure- und Sauerstoffwerte verschieden, und die Kurven für Kohlensäure und Sauerstoff gehen nicht parallel.

Ein Weg, der neben verschiedenen anderen besonders dem der chemischen Analyse, beschritten wurde, um Licht in das Dunkel der Atmungsvorgänge zu bringen, ist der der Messung der abgegebenen Kohlensäure und des aufgenommenen Sauerstoffes. Früher hat man sich meistens bemüht, nur eine Komponente zu bestimmen. Man versuchte entweder Werte für Kohlensäure oder Werte für Sauerstoff zu erhalten. In den meisten Fällen bestimmte man die viel leichter zu messenden Kohlensäuremengen, während die Ermittlung von Sauerstoffwerten wegen der viel schwierigeren Versuchsanordnung gewöhnlich unterblieb. Die Bestimmungen wurden mit den verschiedensten

Apparaten, Methoden und Material durchgeführt. In unserer Arbeit soll gleichzeitig Kohlensäure und Sauerstoff gemessen werden.

In letzter Zeit sind einige Untersuchungen ausgeführt worden, welche mit der von uns gemachten Fragestellung in Beziehung stehen und darum von Interesse sind. Stålfelt (5) versuchte mit der Apparatur von Warburg an jungen Pflanzen und Pflanzenteilen (Keimblätter, Stücke von Wurzeln und Sprossen) die große Periode für den Sauerstoffverbrauch zu ermitteln, wie man früher schon eine große Periode für die Kohlensäurewerte feststellen konnte. Er findet bei allen Teilen eine große Periode der Sauerstoffaufnahme, jedoch ist der Eintritt des Maximums und die Dauer der Periode bei den verschiedenen Organen ganz verschieden. Der Sauerstoffverbrauch der Keimblätter war ein größerer als der der übrigen Teile. Das Resultat der Gesamtatmung stellt also eine Summe der Wirkung verschiedener Teile dar. Er findet in Übereinstimmung mit früheren Ergebnissen bei Senf- und Erbsensamen Atmungskoeffizienten unter 1. Er schließt daraus, daß der Sauerstoff noch für andere Zwecke als dem der Atmung verbraucht wird, der Sauerstoff wird einerseits für die eigentliche Atmung, andererseits zur Verwandlung der Reservestoffe in sauerstoffreichere Produkte verwandt. Die verschiedenen Teile der Pflanzen verhalten sich ungleich betreffs Übereinstimmung des Austausches beider Gase.

In einer zweiten Arbeit (6): „Die Permabilität des Sauerstoffes in verwundeten und intakten Keimlingen von Sinapis alba" weist Stålfelt auf den hindernden Einfluß auf die Sauerstoffaufnahme hin, den die Samenschale ausübt, und der durch erhöhte Konzentration des Sauerstoffluftgemisches beseitigt werden kann. Die Sauerstoffmenge, die keimende Samen von Sinapis alba aus normal zusammengesetzter Luft aufnehmen, ist bedeutend geringer als das Sauerstoffquantum, das sie umsetzen können. Wird der Partiärdruck des Sauerstoffes von 20 auf 50 % gesteigert, so tritt eine bedeutende Zunahme des Sauerstoffverbrauches ein. Die Zunahme ist größer für Keimblätter als für Wurzeln, solange noch die Samenschale die Keimblätter umschließt. Die Samenschale bildet ein Hindernis für die Sauerstoffdiffusion.

Die ersten Bestimmungen des Verhältnisses $\frac{CO_2}{O_2}$ während der Keimung, ausgeführt zuerst von Saussure, Oudemans und Rauwenhoff, ließen schließen, daß sich der Wert während der Keimung änderte. Die Methoden dieser Forscher, die verschiedene Ergebnisse zeitigten, sind sehr primitiv. Genauere Untersuchungen liegen von Godlewski (3) vor. Bei der Erbsenkeimung fand er die Kohlensäure- und Sauerstoff-

volumen einander ziemlich gleich, von kleinen Schwankungen abgesehen. Andere Ergebnisse erhielten Bonnier und Mangin. Da die Apparatur noch ziemlich unvollkommen erscheint, und auf diese Weise verschiedene Fehler sich einschleichen können, ist es schwierig, ihre Ergebnisse vergleichend zu behandeln. Sie erkannten jedoch richtig, daß eine endgültige und einwandfreie Beurteilung der Atmung erst ermöglicht wird, wenn man gleichzeitig Sauerstoff- und Kohlensäurewerte bestimmt und so den Verlauf der Atmung in ihren zwei Phasen vor sich hat.

Auch Fernandes (2) erkannte diese Notwendigkeit. Der größte Teil seiner Arbeit beschäftigt sich mit dem Einfluß der Temperatur auf die Atmung und mit der anaeroben Atmung. Der normalen Atmung keimender Samen gedenkt er nur am Anfang. Zu seinen Versuchen über die normale Atmung benutzte er 50 Erbsen, die sich auf feuchter Watte im Apparat befanden. Er begann seine Beobachtungen 4 Stunden, nachdem der Versuch angesetzt wurde, und untersuchte 5 Tage lang bei einer Temperatur von 20 und 25°. In beiden Fällen zeigt die Atmung eine Kurve mit einem Maximum, das bei 20° in der Mitte des 4. Tages, bei 25° am 3. Tag liegt. Bei 25° ergaben sich durchwegs größere Atmungswerte. Er sagt von der Atmungskurve, daß sie eine steigende sein kann, daß sie ein Maximum zeigen kann oder eine fallende mit Schwankungen ist. Die Relation zwischen Wachstumsgeschwindigkeit und Atmungsintensität darf man sich also nicht so einfach vorstellen. Das Fallen der Atmung nach dem Erreichen des Maximums ist wohl einem Mangel an Nährsalzen organischer Natur zuzuschreiben. Er empfiehlt daher unter einer großen Periode der Atmung nur das Steigen und Erreichen eines Maximums zu verstehen. Denn von dem Auftreten eines Abfalls und den Schwankungen nach dem Maximum weiß man nicht, ob diese wohl den normalen Verlauf der Atmung wiedergeben. Fernandes findet am Anfang seiner Versuche Atmungskoeffizienten weit über 1, da weniger Sauerstoff aufgenommen als Kohlensäure abgeschieden wird. Erst 40 Stunden nach der Wasseraufnahme tritt ein Zustand ein, wobei $\frac{CO_2}{O_2}$ etwas größer als 1 bleibt. Zur Begründung führt er an: 1. die zu veratmenden Stoffe müssen erst gespalten werden, ehe sie oxydiert werden können. 2. Die Fähigkeit zur Sauerstoffaufnahme erfolgt erst bei Wasserzutritt. Fernandes hat also gleichzeitige Bestimmungen von Kohlensäure und Sauerstoff durchgeführt. Doch scheint er die Größe der Zeitintervalle und deren Einfluß zu wenig beachtet zu haben. Seine Versuchszeiten betragen in den meisten Fällen 2—3 Stunden, selten ist 1 Stunde gewählt. In den vorliegenden Unter-

suchungen wurde auf möglichst kleine Zeitintervalle Wert gelegt, denn durch längere Beobachtungsdauer geht vielleicht vieles der Erkenntnis verloren, was imstande wäre, das Wesen der Atmung besser zu erfassen oder dem Prozeß wenigstens etwas näher zu kommen. Ähnliche Gesichtspunkte und Ansichten finden sich in der Arbeit von Sierp (4). Dieser hat in kürzeren Zeitintervallen die Kohlensäureabgabe festgestellt. Er gelangt zu interessanten Feststellungen bei ihrer Bestimmung bei Erbsensamen in Wasser und Luft und findet ein eigentümliches Fallen der Kohlensäureabgabe in den ersten Stunden sowohl bei geschälten und ungeschälten Erbsen in Luft und Wasser. Bei geschälten Erbsen tritt das Minimum früher auf, ein Einfluß der Samenschale ist zu erkennen. Das Schälen bewirkt weiter, daß die Größe der abgegebenen Kohlensäuremenge während des Fallens eine geringere ist als bei ungeschälten, daß dagegen umgekehrt die geschälten später eine höhere Kohlensäuremenge zeigen. Er glaubt, daß bei geschälten auch eine bessere Versorgung mit Sauerstoff mitsprechen wird.

Es wäre nun sehr interessant zu wissen: wie verhält sich die Sauerstoffaufnahme bei den verschieden großen Kohlensäureabgaben, ist die Sauerstoffaufnahme die Ursache der verschieden großen Kohlensäuremenge, bewirkt eine hohe Sauerstoffaufnahme sofort eine hohe Kohlensäureabgabe, wirken äußere Umstände wie Luftstrom, Wasser, Samenschale auf diese Verhältnisse ein, ist das Verhalten bei jeder Samenart gleich oder unterliegen die verschiedenen Pflanzen nur besonderen bestimmten Einflüssen. Zur Beantwortung dieser Fragestellung wurden Untersuchungen ausgeführt über die Größe der Atmung bei keimenden Erbsen-, Weizen-, Leinsamen-, Hafer- und Sonnenblumensamen, und zwar wenn die Samen sich in Luft und wenn sie sich in Wasser befanden. Des weiteren kamen Versuche zur Ausführung, die ergänzend einen Beweis für die Mitwirkung der Samenschale beim Atmungsprozeß liefern, vielleicht auch einen Einfluß der Samenschale auf den Zusammenhang zwischen intramolekularer und normaler Atmung zeigen können.

Apparatur.

In den Grundgedanken wurde der Apparat von Fernandes (2) zur Verwendung gebracht, wenn auch einige uns wesentlich und unbedingt erforderlich erscheinende Änderungen vorgenommen wurden. Fernandes benutzte zur Konstruktion seines Apparates ein Prinzip, das, wie er schreibt, schon im Jahre 1849 von Regnault und Reiset in die Atmungsphysiologie eingeführt wurde und später von mehreren Tierphysiologen in verschiedener Weise modifiziert worden ist. Es

wird ein abgeschlossenes Luftvolumen mittels einer Saug- und Druckpumpe durch eine Reihe von Gefäßen geschickt, in denen sich die Keimlinge, Schwefelsäure und Barytwasser befinden. In das System ist auch ein Manometer — Fernandes benutzte zwei — eingeschaltet, das den Druck angibt, der im Innern des Apparates herrscht. Durch geeignetes Öffnen und Schließen eines Hahnes, der die Verbindung mit der Außenluft herstellt, wird erreicht, daß das Luftvolumen unter dem äußeren Luftdruck steht, daß also das Manometer im Gleichgewicht sich befindet. Wird von den Keimlingen nun bei der Atmung Sauerstoff verbraucht, so entsteht in dem Luftvolumen eine Druckabnahme, die das Manometer anzeigt. Fernandes ließ nun während der ganzen Versuchsdauer aus einem elektrolytischen Apparat selbsttätig durch Regulierung eines Widerstandes so viel Sauerstoff nachströmen, daß das Manometer stets im Gleichgewicht sich befand. Die eingeströmte Menge Sauerstoff maß er indirekt durch Bestimmung des gleichzeitig entwickelten Wasserstoffvolumens. Der Gedanke, hier eine Versuchsanordnung gefunden zu haben mit ständig gleichem Luftsauerstoffgemisch, ist an und für sich sehr vorteilhaft und verbürgt sicher für genaue Resultate, verschafft auch die Beruhigung, daß die zu untersuchenden Keimlinge stets den gleichen Bedingungen ausgesetzt sind. Aber diese Versuchsanordnung hat doch einen Nachteil und ich glaube fast, dieser ist Fernandes nicht zum Bewußtsein gekommen. Sie liefert nämlich nur genaue Resultate bei konstantem Barometer, sie ist also dem Einfluß sich ändernden Luftdruckes ausgesetzt.

Bei konstantem Luftdruck sind die Ergebnisse nach Fernandes Methode richtig. Nehmen wir aber an, der Luftdruck wird größer. Bei Beginn des Versuches wurde mit dem niederen Luftdruck das Manometer ins Gleichgewicht gebracht. Innen herrscht also der niedere Luftdruck. Der äußere Luftdruck, der ursprünglich gleich dem inneren war, nimmt zu. Im Innern herrscht also jetzt ein geringerer Druck als außen, was durch eine Verschiebung der Flüssigkeitssäulen des Manometers zum Ausdruck kommt. Dieselbe Verschiebung erhielt man im ersten Fall, wenn die Keimlinge atmeten und Sauerstoff verbrauchten. Man bucht also bei nicht konstantem Luftdruck (Luftdruckerhöhung) einen Sauerstoffverbrauch, der nicht von den Keimlingen, sondern vom veränderten Barometerstand herrührt. Im umgekehrten Fall (Luftdruckverminderung) entgeht eine Sauerstoffaufnahme der Beobachtung. Bedenkt man die durch das niedere spezifische Gewicht der Manometerflüssigkeit bedingte Empfindlichkeit des Manometers und das hohe spezifische Gewicht des Quecksilbers des Barometers,

so wird man einsehen, daß schon geringe Unterschiede in der Barometerablesung einen bedeutenden Ausschlag am Manometer verursachen, daß also sicher schwerwiegende Verschiebungen in den Ergebnissen die Folge sind. Um nun diese Fehlerquelle auszuschalten, gingen wir so zu Werke, daß die Sauerstoffzufuhr während der einstündigen Beobachtung nur einmal vorgenommen wurde, und zwar stets am Ende des Versuches. Da unsere Beobachtungen stets jede Stunde erfolgten, also in Abständen von 1 Stunde Sauerstoff zugeführt wurde, und das Volumen ziemliche Größe besaß, kann nicht eingewendet werden, daß Sauerstoffmangel die Richtigkeit unserer Beobachtungen beeinflußte. Es kam immer so viel Sauerstoff in den Apparat, als dem Ausschlag am Manometer entsprach. War das Barometer die betreffende Stunde unverändert geblieben, war die zugeführte Menge auch die wirklich verbrauchte, änderte sich aber der Barometerstand, so kam eine entsprechende Korrektur zur Ausführung, bei niederem Stand ein Zuschlag, bei höherem Stand ein Abzug. Die Größe der jeweiligen Korrekturen konnte errechnet werden aus einer Tabelle, die empirisch aufgestellt war. Es wurde also zu Anfang und Ende des Versuches eine Barometerablesung vorgenommen. Der verbrauchte Sauerstoff wurde aus einem Wasserzersetzungsapparate (s. Fig. 1, 4) nachgeführt, der mit 15%iger Kalilauge gefüllt war. Es wurde immer so viel Sauerstoff entwickelt, daß die Kalilauge im Sauerstoffrohr, im Wasserstoffrohr und im Vorratsrohr stets bis zur selben Stelle reichte, so daß gleiche Druckverhältnisse jedem Versuch eigen waren. Das abgelesene Volumen mußte nur auf Normalzustände reduziert werden. Die übrigen Teile der Apparatur waren denen Fernandes nachgebildet, und eine Aufsicht gibt die Fig. 1 wieder.

1. Saugdruckpumpe, bestehend aus Gummischlauch mit Druck- und Saugventil, wodurch der Luft der Durchtritt nur in einer Richtung ermöglicht ist.
2. Atmungsgefäß. Es wurde aus Glas gewählt mit dreifach durchbohrten Gummistopfen. In das Gefäß konnte ein Drahtgestell gebracht werden, welches erlaubte, die zu untersuchenden Keimlinge in 10 Lagen derart übereinander zu bringen, daß keine Lage die andere behinderte und doch jede von dem Luftstrom gleichmäßig umspült wurde. Die einzelnen Lagen ruhten auf angefeuchtetem Filtrierpapier. Durch den Gebrauch des Drahtgestelles wurde eine Anhäufung der Kohlensäure am Boden und zwischen den Keimlingen vermieden, denn der Luftstrom hatte zu allen Keimlingen Zutritt.

3. Absorptionsröhren. Es kamen je 3 Stück zur Verwendung, die nach den Angaben Fernandes gebaut waren.

Die abgeschiedene Kohlensäure wurde gemessen nach der Pettenkoferschen Methode mit Barytwasser und Oxalsäure.

Material.

Ähnlich wie Fernandes benutzte ich Pisum, ferner Triticum, Linum, Helianthus und Avenasamen zu meinen Versuchen. Was die Quellzeiten anbelangt, veranlaßten mich ähnliche Gründe wie bei Fernandes dieselben nicht länger als höchstens 16 Stunden auszudehnen. Nur bei Helianthus und Linum wurden etwas längere Quellzeiten angewandt. Eine längere Quelldauer ist wegen den auftretenden Zersetzungserscheinungen und des eintretenden Sauerstoffmangels zu

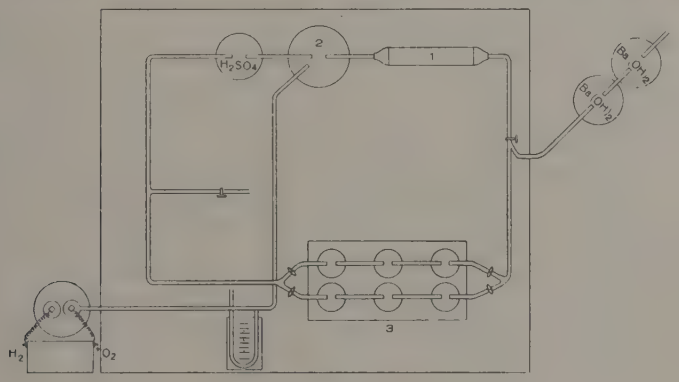


Fig. 1.

verwerfen. Da von einer Sterilisation abgesehen wurde, die ja immer eine Verschiebung entweder in einem oder anderem Sinne herbeiführt, wurde die Beobachtungsdauer nicht länger als 3 Tage mit Quellungszeit ausgedehnt. Länger erschien nicht geraten, da schon am 4. Tage Bakterien festzustellen waren, die das Ergebnis beeinträchtigten. Man wählte stets bei gleichem Gewicht die gleiche Anzahl und nach Möglichkeit gleich große Samen aus. In destilliertem Wasser überließ man sie bestimmte Zeit der Quellung, deren Dauer bei jedem Versuch angegeben ist. Nach Ablauf dieser kamen sie in den Apparat und es wurde durch diesen kohlensäurefreie Luft während einer halben Stunde geschickt, um die übrige nicht von den Samen herrührende Kohlensäure aus dem Apparat zu entfernen und sofort dann mit den Beob-

achtungen beginnen zu können. Temperaturunterschiede, auf die der Apparat sogleich durch Ausschläge am Manometer reagierte, und die auch die Ergebnisse vollständig verschieben, traten nie in schädlichem Maße auf, da alle Untersuchungen in einem Raume ausgeführt wurden, der konstante Temperatur behielt. In diesem Raume veränderte sich im Laufe des ganzen Jahres die Temperatur kaum Alle Untersuchungen wurden bei der Temperatur des Raumes vorgenommen, so daß zu Versuchsbeginn nicht erst lange Zeit abgewartet werden mußte, bis alle Teile des Apparates gleiche Temperatur besaßen.

Versuche.

Zunächst wurden Erbsen als Versuchsobjekt gewählt. Es kamen immer 50 von ungefähr gleicher Größe und demselben Gewicht (19 g) zur Auswahl. Einheitlich ließ man sie bei allen Versuchen 16 Stunden in destilliertem Wasser. Nach Ablauf dieser Zeitspanne entfernte man stets das Quellwasser und brachte die Samen in das Atmungsgefäß des Apparates. Wollte man ihr Verhalten in Luft prüfen, so legte man sie auf das schon beschriebene Drahtgestell des Atmungsgefäßes. War die Atmung in Wasser zu untersuchen, so füllte man in das Atmungsgefäß 100 ccm destilliertes Wasser und legte die zu beobachtenden Keimlinge in dasselbe. Bei Erbsen wurden nun Versuche angestellt, die über die Größe der Atmung, also über die Menge der abgegebenen Kohlensäure und des aufgenommenen Sauerstoffes Aufschluß geben sollten, wenn die Erbsen sich in Luft befanden. Dann war ein eventueller Einfluß des Wassers auf die Intensität der Atmung festzustellen. In beiden Fällen behielten die Erbsen ihre Samenschale. Der Einfluß der Samenschale auf die Atmung ist in verschiedenen Arbeiten erwähnt. Sierp (4) mißt ihr eine Beeinflussung der Kohlensäurewerte bei, Stälfelt (5) verneint dies und bemerkt aber, daß sie dem Eintritt des Sauerstoffes hindernd gegenüberstehe. Das pflanzliche Gebilde könnte viel mehr Sauerstoff aufnehmen, wenn die Samenschale nicht vorhanden wäre und einen Widerstand entgegensetzen würde. Der Widerstand kann nach Stalfelt ausgeglichen werden durch eine höhere Konzentration des dargebotenen Sauerstoffgemisches. Um nun diese Beobachtung zu wiederholen und zu prüfen und eventuell zu erweitern, wurden die vorher beschriebenen Versuche in Luft und Wasser mit Erbsen ausgeführt, die ihrer Samenschale beraubt waren. Man ließ die Erbsen, wie auch vorher, 16 Stunden quellen, schälte sie dann vorsichtig und beobachtete in Wasser und Luft ihre Atmungswerte stündlich an zwei aufeinander folgenden Tagen.

Tabelle 1 gibt über die erhaltenen Resultate Aufschluß. Sie bringt die stündlichen Kohlensäure- und Sauerstoffwerte für Erbsen, die sich in Luft und Wasser befinden, einmal geschält und einmal ungeschält, außerdem die entsprechenden Atmungskoeffizienten.

Tabelle 1.

Kohlensäure in Kubikzentimeter.

Erbsen	mit Schale		ohne Schale	
	Luft	Wasser	Luft	Wasser
	1. Tag	1. Tag	1. Tag	1. Tag
1. Stunde	7,9	5,2	7,3	7,9
2. „	7,4	3,9	6,9	6,5
3. „	7,0	3,7	5,9	5,5
4. „	6,6	3,6	6,1	6,1
5. „	6,5	4,7	6,9	6.5
6. „	6,7	4,8	7,2	6,9
7. „	6,9	4,9	7,6	7,1
	2. Tag	2. Tag	2. Tag	2. Tag
1. Stunde	7,9	8,5	10,8	6,2
2. „	7,6	6,5	9,8	7,1
3. „	7,6	6,6	9,6	6,4
4. „	7,9	6,0	9,6	6,4
5. „	8,1	6,4	10,0	5,3
6. „	8,2	6,6	10,1	4,7
7. „	8,2	6,9	10,5	4,3

Sauerstoff in Kubikzentimeter.

	1. Tag	1. Tag	1. Tag	1. Tag
1. Stunde	1,8	1,0	3,1	1,5
2. „	2,0	1,0	3,4	1,8
3. „	2,1	0,9	3,7	1,7
4. „	2,2	1,1	4,2	2,0
5. „	2,4	1,1	4,1	2,2
6. „	2,6	0,9	3,6	1,8
7. „	2,5	0,9	3,9	1,7
	2. Tag	2. Tag	2. Tag	2. Tag
1. Stunde	2,8	2,6	5,9	1,6
2. „	2,9	2,1	7,1	1,8
3. „	3,1	2,3	7,2	1,6
4. „	3,4	2,3	6,9	1,9
5. „	3,5	1,9	7,3	1,6
6. „	3,4	1,8	7,3	1,7
7. „	3,6	2,1	7,3	2,0

$$\frac{CO_2}{O_2}$$

	1. Tag	1. Tag	1. Tag	1. Tag
1. Stunde	4,2	5,2	2,4	5,3
2. „	3,6	3,9	2,0	3,6
3. „	3,5	4,1	1,6	3,1
4. „	3,0	3,3	1,5	3,0
5. „	2,7	4,3	1,7	3,1
6. „	2,6	5,3	2,0	3,8
7. „	2,8	5,5	1,9	4,2

	2. Tag	2. Tag	2. Tag	2. Tag
1. Stunde	2,8	3,2	1,8	3,8
2. „	2,6	3,1	1,4	3,9
3. „	2,5	2,9	1,3	4,0
4. „	2,3	2,6	1,4	3,4
5. „	2,3	3,3	1,4	3,3
6. „	2,4	3,6	1,4	2,8
7. „	2,3	3,3	1,4	2,1

Betrachtet man die Werte für Kohlensäure in Luft und Wasser mit und ohne Schale am 1. und 2. Tag, so fällt ein Fallen in den ersten Stunden von einem höheren Wert bis zu einem Minimum auf. Ist dieses erreicht, so tritt ein Steigen ein. Die einzige Ausnahme machen die Samen ohne Schale in Wasser am 2. Tag. Das Minimum wird am 1. und 2. Tag nach 3—4 Stunden der Beobachtung erreicht, bei geschälten Erbsen tritt das Minimum nach 3, bei ungeschälten nach 4 Stunden auf. Ein ähnliches Fallen konnte Sierp feststellen, er meinte den Grund vorwiegend in Absorptionserscheinungen der Samenschale sehen zu können. Natürlich ist es nicht nur die Samenschale, die absorbierend wirkt, sondern es werden auch die unter der Samenschale liegenden Gewebe eine Rolle spielen.

Im Gegensatz zu dem Fallen der Kohlensäurewerte zeigen die Sauerstoffwerte in allen Beobachtungen eine steigende Tendenz, von kleinen Schwankungen abgesehen. Ein Steigen der Sauerstoffwerte geht also Hand in Hand mit fallenden Kohlensäurewerten, Veränderung der einen Wertereihe erfordert nicht eine gleichgerichtete Veränderung der anderen Wertereihe. Eine Reihe von Vorgängen muß erst durchlaufen werden, ehe die Wirkung der vermehrten Sauerstoffaufnahme oder die verringerte Kohlensäureabgabe erkennbar wird. Die Kurven der Kohlensäure- und Sauerstoffwerte laufen erst nach einer bestimmten Zeit parallel, sie zeigen nach Überwindung des Minimums durch die Kohlensäure gleichsteigende Tendenz.

Der Atmungskoeffizient besitzt in den ersten Stunden der Beobachtung sehr große Werte, besonders wenn sie in Wasser vor sich geht. Es ist hier eine innige Verknüpfung normaler und intramolekularer Atmung im Spiele. Am Anfang überwiegt die intramolekulare, schließlich gewinnt die normale an Boden, bis sie am 3. Tage die wohl allein herrschende darstellt. Die intramolekulare Atmung wird um so rascher zum Stillstand kommen bzw. in normale Atmung übergehen, je mehr Sauerstoff zur Verfügung steht und je rascher die entstehende Kohlensäure entfernt wird. Läßt man nämlich auch des Nachts den Luftstrom durch den Apparat gehen, so erhält man am 2. Tage sowohl höhere Luft- als auch Wasserwerte für Kohlensäure, die Sauerstoffwerte steigen

weiter, während sie, wenn der Luftstrom des Nachts ruhte, stets ein Fallen in den ersten Stunden zeigten.

Außer den angeführten Versuchen wurden noch viele gleiche angestellt. Alle ergaben mit geringen Abweichungen ähnliche Ergebnisse. Bildete man aus all den Werten Durchschnittsergebnisse und unterwirft sie einem Vergleich, so kommt man zu dem Schluß:

1. Erbsen mit Samenschale besitzen in Luft eine größere Atmungsintensität als in Wasser. Die Kohlensäureabgabe und Sauerstoffaufnahme ist in Luft größer als in Wasser, wie die folgenden Durchschnittswerte zeigen:

	1. Tag		2. Tag	
	Luft	Wasser	Luft	Wasser
Kohlensäure in ccm	7,05	4,8	7,9	6,8
Sauerstoff in ccm	2,2	0,9	3,2	2,2

2. Die Atmungsintensität ist in bezug auf Sauerstoffaufnahme geschälter Erbsen in Luft größer als in Wasser. Die Kohlensäureabgabe ist am 1. Tag gleich, am 2. Tag in Wasser geringer als in Luft:

	1. Tag		2. Tag	
	Luft	Wasser	Luft	Wasser
Kohlensäure in ccm	6,75	6,6	10,0	5,75
Sauerstoff in ccm	3,7	1,8	6,9	1,7

Während die Sauerstoffwerte in Wasser an beiden Tagen ungefähr gleich sind, zeigen diese in Luft am 1. und 2. Tag ein deutliches Steigen, ebenso die Luftwerte für die Kohlensäure. Vergleicht man nun die Werte für Kohlensäure und Sauerstoff für geschälte und ungeschälte Erbsen, so kommt man zu dem Ergebnis.

3. Die Atmungsintensität in bezug auf Sauerstoffaufnahme geschälter Erbsen ist unbedingt größer als die ungeschälter Erbsen, gleichgültig ob sie sich in Wasser oder in Luft befinden:

Sauerstoff in ccm	1. Tag	2. Tag		1. Tag	2. Tag
Luft mit Schale	2,2	3,2	Wasser mit	0,9	2,2
„ ohne „	3,7	6,9	„ ohne	1,8	1,7
Kohlensäure in ccm					
Luft mit	7,0	9,25	Wasser mit	4,8	7,6
„ ohne	7,95	10,0	„ ohne	6,65	5,75

Die Kohlensäureabgabe geschälter Erbsen ist am 1. und 2. Tag ebenfalls größer als die ungeschälter Erbsen in Luft, in Wasser nur am 1. Tag. Am 2. Tag sind die Wasserwerte für Kohlensäure und Sauerstoff für geschälte Erbsen geringer, es liegt hier wohl eine Schädigung vor. Der schädigende Einfluß des Wassers auf die geschälten Samen ist größer als auf die ungeschälten. Die Schale bedeutet also einen Schutz gegen die schädigenden Wirkungen des Wassers.

Läßt man bei geschälten Erbsen auch während der Nacht den Luftstrom durchgehen, so tritt ebenfalls, wie bei den ungeschälten eine Steigerung der Kohlensäuremenge und ein geringeres Fallen der Sauerstoffwerte am Morgen auf, aber die Unterschiede sind nicht so erheblich wie bei ungeschälten. Die Sauerstoffaufnahme nimmt am 1. und 2. Tag, ob geschält oder ungeschält, in Luft zu, abgesehen von einer kleinen Beeinträchtigung dieser durch das Ruhen des Luftstromes in der Nacht, wie dies schon erwähnt wurde.

Als zweites Versuchsobjekt wurden Weizenkörner gewählt. Es kamen wieder 19 g von ungefähr gleicher Größe zur Untersuchung in Betracht. Nach einer einheitlichen Quellungszeit von 15 Stunden in Wasser entfernte man dasselbe. Um die Körner in Luft zu beobachten, wurden sie wie früher auf das Drahtgestell des Apparates gebracht, um ihr Verhalten in Wasser festzustellen, legte man sie wieder in 100 ccm destilliertes Wasser und brachte sie samt dem Wasser in das Atmungsgefäß. Zunächst wurden Beobachtungen in Luft ausgeführt, alsdann versuchte man einen Einfluß des Wassers auf die Kohlensäureabgabe und Sauerstoffaufnahme festzustellen. Die Beobachtung kam stündlich zur Ausführung, sie erstreckte sich auf je 2 Tage.

Tabelle 2 gibt über die Ergebnisse Aufschluß.

Tabelle 2.

Weizen	Luft 1. Tag	Wasser 1. Tag	Luft 2. Tag	Wasser 2. Tag
	Kohlensäure in Kubikzentimeter.			
1. Stunde	2,9	2,67	3,9	3,9
2. „	2,1	2,4	3,6	3,5
3. „	2,2	2,3	3,5	3,3
4. „	2,9	2,5	4,2	3,3
5. „	2,9	2,3	4,2	3,1
6. „	3,0	2,4	4,3	3,1
7. „	2,6	2,5	4,2	3,1
	Sauerstoff in Kubikzentimeter.			
	1. Tag	1. Tag	2. Tag	2. Tag
1. Stunde	0,8	0,9	1,2	1,6
2. „	0,9	1,0	1,4	1,2
3. „	1,0	0,9	1,6	1,1
4. „	1,3	1,1	2,0	1,1
5. „	1,2	1,0	2,2	1,1
6. „	1,4	1,1	2,5	1,2
7. „	1,3	1,2	2,4	1,2

Betrachtet man die Kohlensäurewerte für Weizen in Luft und Wasser, so ist in den ersten Stunden das Fallen bis zu einem Minimum, wie bei Erbsen festgestellt werden konnte, nicht so deutlich zu sehen, in Luft ist das Fallen etwas markanter, ist aber schon nach 2—3 Stunden

beendet, während es bei Erbsen oft 5 Stunden dauerte. Die Werte schwanken zwar etwas, ein deutliches Steigen im Laufe der Beobachtung ist aber nicht zu übersehen, in Luft steigen die Kohlensäurewerte langsam an, nicht einheitlich im Wasser.

Die Sauerstoffwerte zeigen vom Beginn der Beobachtung an ein deutliches Steigen, etwas langsamer im Wasser, viel rascher in Luft, es werden am 2. Tag in Luft Beträge erreicht, die die in Wasser weit übersteigen. Das Verhalten erscheint bemerkenswert, weil die Kohlensäurewerte am Anfang etwas fallen. Also auch beim Weizen finden wir nicht genau parallele Kurven für Sauerstoff und Kohlensäure. Es lassen sich diese Verhältnisse am besten mit den geschälten Erbsen vergleichen. Der Abfall der Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe, der am 2. Tag auftrat, wenn die Erbsen in Wasser waren, konnte beim Weizen nicht festgestellt werden Ein schädigender Einfluß des Wassers auf die Atmung am 2 Tag wie bei Erbsen konnte also nicht beobachtet werden.

Außer den angeführten Versuchen kamen wieder verschiedene andere zur Durchführung mit ungefähr gleichen Resultaten. Aus den Durchschnittswerten leitet sich folgendes Ergebnis ab: Die Atmungsintensität des Weizens ist in Luft größer als in Wasser, sowohl was die die Kohlensäureabgabe als auch die Sauerstoffaufnahme angelangt.

	Kohlensäure in ccm		Sauerstoff in ccm	
	1. Tag	2. Tag	1. Tag	2. Tag
Wasser	2,45	3,4	1,0	1,2
Luft	2,7	4,0	1,2	1,9

Als drittes Versuchsobjekt wurde Leinsamen genommen. Bei jedem Versuch kamen 19 g der Samen zur Verwendung, die ähnlich wie Erbsen und Weizen eine bestimmte Zeit (16 Stunden) angequollen wurden. Die Beobachtung kam in Luft und Wasser zur Ausführung und dauerte je 2 Tage.

Tabelle 3 gibt über die Ergebnisse der stündlichen Beobachtungen Aufschluß.

Tabelle 3.

Kohlensäure in Kubikzentimeter

Leinsamen	Luft	Wasser	Luft	Wasser
	1. Tag	1. Tag	2. Tag	2. Tag
1. Stunde	2,7	3,0	4,7	1,9
2. „	2,0	2,6	3,5	1,7
3. „	2,3	2,2	3,1	1,8
4. „	2,2	1,9	3,1	1,9
6. „	2,1	1,8	3,2	2,2
7. „	2,0	1,7	3,5	2,5

Sauerstoff in Kubikzentimeter.

	1. Tag	1. Tag	2. Tag	2. Tag
1. Stunde	1,4	1,9	2,7	2,6
2. „	1,8	2,1	2,3	2,1
4. „	1,7	2,0	3,3	2,3
5. „	1,8	2,3	3,2	2,4
6. „	1,8	2,7	3,3	2,3
7. „	1,9	2,6	3,3	2,4

$\frac{Co_2}{O_2}$

	1. Tag	1. Tag	2. Tag	2. Tag
1. Stunde	1,9	1,6	1,7	0,7
2. „	1,1	1,2	1,5	0,8
3. „	1,3	1,1	0,9	0,8
4. „	1,2	0,8	0,9	0,8
5. „	1,2	0,7	0,9	0,9
6. „	1,1	0,7	1,1	1,0

Die Kohlensäurewerte zeigen hier ein vollständig entgegengesetztes Verhalten. In Luft erreicht die Kohlensäure am 1. Tag nach 1 Stunde, am 2. Tag nach 3 Stunden ihr Minimum, worauf das Steigen, das am 1. Tag nur langsam ist, beginnt. In Wasser tritt am 1. Tag während der ganzen Beobachtung ein deutliches Fallen auf, am 2. Tag dauert dieses noch 2 Stunden an und geht dann in ein Steigen über. Die Sauerstoffwerte lassen in allen Beobachtungen ein Steigen erkennen, am 1. Tag in Luft und Wasser, am 2. Tag tritt sowohl in Luft und in Wasser in der 2. Stunde ein Abfall ein, der aber schon in der 3. Stunde einen höheren Wert im Gefolge hat. Die Kurven für Kohlensäure und Sauerstoff gehen am 2. Tag in Luft und Wasser parallel.

Der Atmungskoeffizient fällt in Luft am 1. Tag von 1,9—0,9, am 2. Tag von 1,7—0,9 und 1,0. In Wasser fällt der Atmungskoeffizient am 1. Tag von 1,6—0,7 und bleibt den ganzen 2. Tag ungefähr auf 0,8.

Vergleicht man die Atmung in Luft und Wasser, so folgt: Die Atmungsintensität ist in Wasser am 1. Tag größer als in Luft, am 2. Tag in Luft größer als in Wasser.

	Kohlensäure in ccm		Sauerstoff in ccm	
	1. Tag	2. Tag	1. Tag	2. Tag
Luft	2,4	3,6	1,8	3,2
Wasser	2,6	2,1	2,3	2,3

Wie aus dem Fallen des Atmungskoeffizienten zu ersehen ist, tritt, wenn die Samen sich in Wasser befinden, die Fettspaltung erst nach einer bestimmten Entwicklungsspanne ein. Es gehen verschiedene Veränderungen im Samen vor sich, die einen Atmungskoeffizienten bedingen, der über 1 liegt. Erst nachdem diese Entwicklungen beendet sind, tritt jene den fetthaltigen Samen eigene Spaltung der Re-

servestoffe, die sauerstoffarme Verbindungen darstellen, ein, die dann einen Atmungskoeffizienten unter 1 bewirken. Die dieser der Fettspaltung vorangehende Entwicklung muß durchgemacht werden, ihre Dauer ist verschieden und nicht bestimmbar. Das eine konnte gezeigt werden, daß in Wasser ihre Dauer geringer ist als in Luft, denn in Wasser erreicht der Atmungskoeffizient schon am 1. Tag Werte unter 1, die er in Luft erst am 2. Tag erlangt. Für diese Entwicklung ist also viel Wasser nötig, was vielleicht mit der Schleimbildung zusammenhängt. Ist diese Entwicklung erreicht, so geht die Atmung und damit alle Lebensprozesse rascher in Luft vor sich als im Wasser.

Im weiteren kam Hafer zur Untersuchung. Man wählte 19 g Samen gleicher Größe aus, unterwarf sie einer Quellung von bestimmter Zeit in destilliertem Wasser und beobachtete wieder ihre Atmung in Luft und Wasser. Zunächst führte man die Beobachtung aus mit Hafer, bei dem die Spelzen nicht entfernt worden waren, schließlich auch mit Hafer, bei dem man sie weggenommen hatte. Jede der Beobachtungen dauerte 1 bzw. 2 Tage.

Tabelle 4 gibt über die erhaltenen Ergebnisse Aufschluß.

Tabelle 4.

Kohlensäure in Kubikzentimeter.

Hafer	mit Spelze		ohne Spelze	
	Luft	Wasser	Luft	Wasser
	1. Tag	1. Tag	1. Tag	1. Tag
1. Stunde	2,4	2,2	1,9	2,1
2. „	2,1	1,9	1,5	1,8
3. „	2,0	1,9	1,8	1,9
4. „	2,1	1,9	1,8	1,8
5. „	2,2	2,0	1,7	1,9
6. „	2,3	2,0	1,6	1,9
7. „	2,4	2,2	1,7	2,0
			2. Tag	2. Tag
1. Stunde			3,9	3,1
2. „			3,0	2,3
3. „			3,1	2,2
4. „			2,9	1,9
5. „			3,1	2,0
6. „			3,2	2,2
7. „			3,3	2,4

Sauerstoff in Kubikzentimeter.

	1. Tag	1. Tag	1. Tag	1. Tag
1. Stunde	1,2	1,2	1,5	1,7
2. „	1,3	1,6	1,4	1,8
3. „	1,4	1,7	1,5	1,5
4. „	1,5	1,6	1,6	1,6
5. „	1,8	1,7	1,5	1,9
6. „	1,9	1,8	1,6	1,9
7. „	2,2	1,7	1,6	2,0

	2. Tag	2. Tag
1. Stunde	2,9	2,1
2. „	2,6	1,7
3. „	2,7	2,0
4. „	2,6	1,9
5. „	3,0	1,9
6. „	2,8	2,0
7. „	2,9	1,9

Die Kohlensäureabgabe mit Spelze in Luft zeigt nach einem kleinen Abfall in der 2. Stunde den ganzen Tag über konstante Werte. Die Sauerstoffaufnahme steigt von Stunde zu Stunde in Luft langsam an. Der Atmungskoeffizient fällt von 1,9—1,1. Fast analog verläuft die Atmung, wenn die Samen samt Spelze sich in Wasser befinden. Luft- und Wasseratmung zeigen fast keinen Unterschied. Die Kohlensäureabgabe in Wasser fällt anfangs etwas, bleibt aber dann ebenfalls ziemlich konstant, die Sauerstoffaufnahme steigt zwar ebenfalls langsam an, erreicht aber nicht ganz die Höhe des Betrages, den sie in Luft erreicht. Bei entspelztem Hafer in Luft und Wasser ist der Verlauf der Atmung wenig von der mit Spelze unterschieden. Die Sauerstoffaufnahme zeigt mit Spelze einen sofortigen Anstieg, ohne Spelze ist für Sauerstoff in 2 Stunden ein Abfall zu bemerken. Kohlensäure- und Sauerstoffkurven gehen ohne Spelze fast parallel, weniger mit Spelze. Auffallend sind die sich ergebenden Größen für Kohlensäure und Sauerstoff. Sowohl in Lutt als in Wasser geben entspelzte Haferkörner weniger Kohlensäure ab als solche mit Spelze. Die Sauerstoffaufnahme bleibt aber dieselbe. Durch dieses Verhalten werden in den Versuchen ohne Spelze niedrigere Werte für den Atmungskoeffizienten erhalten. Was die niedrigen Kohlensäurewerte bei entspelztem Hafer hervorruft, ist nicht bekannt.

Im allgemeinen mißt man der Spelze bei Lebensvorgängen verschiedene Einflüsse bei; ein derartiger Einfluß auf die Atmungsintensität besonders auf die Sauerstoffaufnahme, konnte nicht festgestellt werden.

Wir stellen, wie dies in früheren Versuchen geschah, die Durchschnittsergebnisse wieder einander gegenüber:

Durchschnittsergebnisse.

mit Spelze	Kohlensäure in ccm	Sauerstoff in ccm
Wasser	2,0	1,7
Luft	2,2	1,7

ohne Spelze	Kohlensäure in ccm		Sauerstoff in ccm	
	1. Tag	2. Tag	1. Tag	2. Tag
Wasser	1,95	2,4	1,7	2,0
Luft	1,9	3,2	1,7	2,8

Am 2. Tag kann man von der Atmungsintensität entspelzter Körner behaupten, daß sie in Luft größer ist als in Wasser, sowohl in der Kohlensäureabgabe wie in der Sauerstoffaufnahme. Die Samenschale hat die letztere bei Erbsen ziemlich beeinflußt, die Spelze tut das in erkennbarem Maße nicht.

Ähnliche Versuche wie mit Erbsen, Weizen, Hafer kamen auch mit Sonnenblumensamen zur Ausführung, um die Atmung auch bei einem ölhaltigen Samen zu studieren, der eine leicht abnehmbare Samenschale besitzt. Ausgewählt wurden wieder 19 g gleicher Größe, die eine bestimmte Zeit der Quellung in Wasser unterworfen und dann in Wasser und Luft beobachtet wurden. In der einen Versuchsreihe wurden die Versuche mit Samenschale, in der anderen ohne Samenschale gemacht.

Tabelle 5 gibt über die erhaltenen Resultate Aufschluß.

Tabelle 5.

Kohlensäure in Kubikzentimeter.

Helianthus	mit Schale		ohne Schale	
	Luft	Wasser	Luft	Wasser
	1. Tag	1. Tag	1. Tag	1. Tag
1. Stunde	3,9	3,2	3,4	1,9
2. „	3,3	2,9	2,1	1,4
3. „	3,0	2,7	2,3	1,5
4. „	2,9	2,5	2,1	1,9
5. „	3,1	2,7	2,0	2,2
6. „	3,2	2,3	2,2	2,2
7. „	3,5	2,5	2,1	2,0
	2. Tag	2. Tag	2. Tag	2. Tag
1. Stunde	4,2	3,9	2,8	2,9
2. „	3,9	2,6	2,5	2,3
3. „	3,4	2,7	2,2	2,5
4. „	3,1	3,2	2,3	2,6
5. „	3,4	2,9	2,5	2,8
6. „	3,4	2,7	2,8	3,1
7. „	3,1	2,9	3,0	3,2

Sauerstoff in Kubikzentimeter.

	1. Tag	1. Tag	1. Tag	1. Tag
1. Stunde	2,4	1,6	1,9	1,2
2. „	2,4	1,5	1,8	1,4
3. „	2,0	1,4	2,2	1,6
4. „	1,8	1,4	2,4	1,9
5. „	2,1	1,5	1,9	2,1
6. „	2,0	1,7	2,0	2,2
7. „	1,9	1,6	2,1	2,3
	2. Tag	2. Tag	2. Tag	2. Tag
1. Stunde	1,9	1,7	2,0	2,9
2. „	2,1	1,4	2,1	2,4
3. „	1,8	1,8	2,3	2,8
4. „	1,9	1,7	2,9	2,9
5. „	2,1	1,6	3,2	3,1
6. „	2,1	1,5	3,2	2,7
7. „	2,0	1,6	3,3	2,8

		$\frac{CO_2}{O_2}$		
	1. Tag	1. Tag	1. Tag	1. Tag
1. Stunde	1,6	1,9	1,8	1,6
2. „	1,3	1,9	1,2	1,0
3. „	1,5	1,9	1,0	0,9
4. „	1,6	1,8	0,9	1,0
5. „	1,5	1,8	1,1	1,0
6. „	1,6	1,3	1,1	1,0
7. „	1,8	1,5	1,0	0,9
	2. Tag	2. Tag	2. Tag	2. Tag
1. Stunde	2,2	2,2	1,4	1,0
2. „	1,9	1,8	1,2	0,9
3. „	1,9	1,5	0,9	0,9
4. „	1,6	1,8	0,8	0,9
5. „	1,6	1,8	0,8	0,9
6. „	1,6	1,8	0,9	1,1
7. „	1,5	1,8	0,9	1,2

Die Kohlensäureabgabe in Luft mit Schale fällt bis zur 4. Stunde und zeigt dann ein langsames Steigen am 1. Tag, am 2. Tag ist der Verlauf ganz ähnlich. Die Sauerstoffaufnahme erreicht gleich in den ersten Stunden des 1. Beobachtungstages einen hohen Wert, fällt dann etwas und bleibt dem Betrag auch am 2. Tag ungefähr treu. Der Atmungskoeffizient schwankt an beiden Tagen zwischen 1,6 und 1,8. In Wasser ist die Kohlensäureabgabe in ihrem Verlauf nicht viel unterschieden von der in Luft, sie fällt wie in Luft, steigt, fällt aber dann wieder. Die Sauerstoffaufnahme in Wasser bleibt an beiden Tagen, abgesehen von kleinen Schwankungen, ziemlich konstant. Der Atmungskoeffizient fällt in Wasser an beiden Tagen langsam. Bei geschälten Samen in Luft zeigt die Kohlensäureabgabe nach einem Fallen in den ersten Stunden konstante Werte, am 2. Tage ebenso, gegen Ende tritt ein allmähliches Ansteigen auf. Die Sauerstoffaufnahme steigt an beiden Tagen langsam weiter von 1,9—3,3 an. Der Atmungskoeffizient erreicht ohne Schale schon Mitte des 1. Tages Werte unter 1, die Schale, das Hindernis für die Sauerstoffaufnahme ist gefallen. Der Sauerstoff erreicht bedeutende Größen und bedingt dadurch einen niederen Atmungskoeffizienten. Bei geschälten Samen in Wasser ist die Kohlensäureabgabe auch in den ersten Stunden der Beobachtung im Fallen begriffen, steigt aber dann sofort sowohl am 1. als auch am 2. Tage an. Sauerstoff wird im Laufe der Beobachtung immer mehr verbraucht, am 1. Tag tritt sofort ein Anstieg ein, am 2. Tag ein Abfall in der 2. Stunde, dann Steigen bis zur 5., hierauf folgt wieder ein Fallen. Der Atmungskoeffizient erreicht am 1. Tag schon Werte unter 1. Das Wasser, das oft die Sauerstoffaufnahme, vor allem, wenn die Schale noch vorhanden

ist, behinderte, vermag hier keinen Einfluß auszuüben. Es tritt so viel Sauerstoff in den Samen ein, daß ein Atmungskoeffizient unter 1 die Folge ist.

Wir bringen wieder wie früher die Durchschnittsergebnisse.

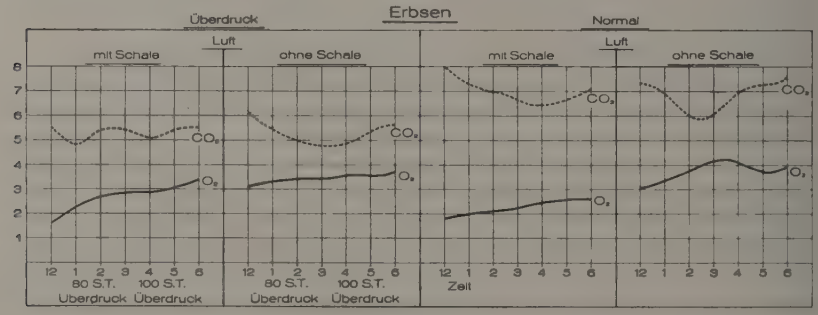
Durchschnittsergebnisse.

mit Samenschale	Kohlensäure in ccm		Sauerstoff in ccm	
	1. Tag	2. Tag	1. Tag	2. Tag
Wasser	2,7	3,0	1,5	1,6
Luft	3,3	3,4	2,1	1,9
ohne Samenschale				
Wasser	1,85	2,8	1,8	2,8
Luft	2,35	2,2	2,1	2,9

Vergleicht man die Atmung in Luft und Wasser mit Schale an den Durchschnittswerten, so hat die in Luft die größere Intensität. Betrachtet man die Atmung in Luft und Wasser ohne Schale, so überwiegt die Sauerstoffaufnahme in Luft an beiden Tagen, während die Kohlensäureabgabe am 1. Tag in Wasser kleiner, am 2. Tag größer als in Luft ist. Vergleicht man die Atmung mit und ohne Schale, so fällt eine Abnahme der Kohlensäure bei geschälten Samen in Luft und Wasser auf. Worauf dies beruht, ist schwer zu sagen. Ohne Schale ist die Sauerstoffaufnahme größer als mit Schale. Offenbar bereitet die Schale auch hier dem Sauerstoffeintritt ein Hindernis. Dieses ist so groß, daß der zum Abbau der Fettstoffe notwendige Sauerstoff erst am 3. und 4. Tag in genügendem Maße einströmen kann, wenn die Samenschale durch Quellung oder andere Vorgänge so verändert ist, daß sie als Hindernis beseitigt ist. Ehe das erreicht ist, liegt der Atmungskoeffizient über 1. Entfernt man die Samenschale, so erreicht der Atmungskoeffizient schon Mitte des 1. Tages Werte unter 1, wie gezeigt wurde. Es ist also die Samenschale als Ursache des hohen Atmungskoeffizienten am 1. und 2. Tag anzusprechen.

Die im Apparat eingeschlossene Luft, die bisher unter Atmosphärendruck stand, wurde unter erhöhten Druck gestellt. Man leitete in das System so viel Sauerstoft aus dem elektrolytischen Apparat ein, bis eine merkliche Druckerhöhung wahrzunehmen war. Einen Maßstab für die Höhe des vorhandenen Druckes gaben die Ausschläge des Manometers, die 60, 80 oder 100 Skalenteile betrugen. Die Versuche mit erhöhtem Druck wurden mit geschälten und ungeschälten Erbsen, die sich in Luft befanden, ausgeführt. Die Beobachtung war stündlich und dauerte je einen Tag. Die Versuchsergebnisse sollen nicht im einzelnen wiedergegeben werden. Ich begnüge mich damit.

sie graphisch darzustellen. Aus Fig. 2a und b ist folgendes zu entnehmen: Die Kohlensäureabgabe bei geschälten und ungeschälten Erbsen bei erhöhtem Druck ist geringer als bei normalen Druckverhältnissen. Der Durchschnittswert beträgt hier 10, während er sonst bei 14 gefunden wurde. Die Sauerstoffaufnahme wird bei geschälten Erbsen durch den erhöhten Druck nicht beeinflußt, sie zeigt Werte wie bei normalen Druckverhältnissen. Bei ungeschälten Erbsen ist die Sauerstoffaufnahme erhöht, sie steigt rasch an und erreicht Werte, die bei normalem Druck nie erhalten wurden. Der Durchschnitt war bei normalem Druck ungefähr 2, bei erhöhtem ca. 2,8. Besonders die Werte am Schluß der Beobachtung sind sehr hohe (3,1—3,3). Die Samenschale ist also ein Hindernis für die Sauerstoffaufnahme, das durch erhöhten Druck überwunden werden kann. Durch höheren Druck erreicht man bei ungeschälten Erbsen ähnliche Sauerstoffaufnahmen wie bei geschälten.



a Fig. 2. b

Man kam hier zu ähnlichen Ergebnissen wie Stälfelt (5). Die Erniedrigung der abgegebenen Kohlensäuremenge bei erhöhtem Druck sowohl bei geschälten und ungeschälten Erbsen läßt schließen, daß sowohl das Speicherungsvermögen der Samenschale, als auch der darunter liegenden Gewebe bei erhöhtem Druck noch schwerer überwunden werden kann, als dies bei normalem Druck der Fall ist.

Betrachtet man die Kurven der Kohlensäurewerte bei Überdruck und normalen Verhältnissen, so fällt bei Überdruck die tieferliegende Kurve auf, die, abgesehen von Schwankungen, konstant bleibt, während bei normalen Verhältnissen 5 Stunden lang ein deutliches Fallen zu beobachten war. Die Sauerstoffkurve liegt bei Überdruck höher als bei normalem Druck, allerdings auch in steigender Richtung wie dort. Man sieht hier das äußerst merkwürdige Verhalten der Kohlensäure und des Sauerstoffes. Die Kohlensäurewerte sind bedeutend erniedrigt,

während die des Sauerstoffes bedeutend erhöht sind. Eine Erhöhung des einen Wertes bedingt also nicht eine Erhöhung des anderen, im Gegenteil ein Reagieren im entgegengesetzten Sinne ist zu sehen.

Die unterliegenden Gewebepartien speichern ebenfalls Kohlensäure, was durch Versuche mit verschiedenen Strömungsgeschwindigkeiten nachgewiesen werden kann. Solche verschiedenen Strömungsgeschwindigkeiten kann man leicht durch verschiedene Einstellung der Geschwindigkeiten des Motors erhalten, was ein rascheres bzw. langsameres Arbeiten der Pumpe bewirkte. Mißt man die Atmungswerte für geschälte Erbsen bei verschiedenen Strömungsgeschwindigkeiten, so kann man feststellen, daß ein schneller durchstreifender Luftstrom mehr Kohlensäure mitnimmt als ein langsam durchstreifender. Es ist dies dasselbe Ergebnis, wozu auch Sierp (4) in seinen Versuchen über den Einfluß verschiedener Strömungsgeschwindigkeiten gekommen war.

Wie schon früher angeführt, wurde die Samenschale und ihre Wirkung auf die Atmungstätigkeit in verschiedenen Arbeiten verschieden beurteilt. Teilweise soll sie den Eintritt des Sauerstoffes beeinflussen, was auch wir nachgewiesen haben, andererseits soll sie der Kohlensäure kein Hindernis bedeuten, was im Gegensatz zu den Ergebnissen von Sierp (4) steht. Wir versuchten dem wahren Sachverhalt mit sogenannten Pausenversuchen näher zu kommen.

Während man bei den bis jetzt ausgeführten Versuchen während der ganzen Dauer der Beobachtung den Luftstrom ununterbrochen durchschickte, stellte man bei den jetzigen Beobachtungen den Luftstrom von 1 Stunde Beobachtung ¾ Stunden lang ab, bzw. von 2 Stunden 1¾ Stunde, von 4 Stunden 3¾ Stunden lang. Es wurde also immer nur in der letzten Viertelstunde der Beobachtung der Luftstrom hindurchgeschickt, die übrige Zeit beeinflußte man das Luftvolumen nicht. Ehe man die eben beschriebene Beobachtung vornahm, wurde 1 oder 2 Stunden nach der alten Methode verfahren, um Werte zum Vergleich zu erhalten. Auch nach jeder solchen Beobachtung kam wieder eine solche mit normalem Verlauf zur Ausführung. Die Ergebnisse bei dauernd bewegter Luft wollen wir als Bewegungswerte, die bei nur teilweise bewegter Luft als Ruhewerte bezeichnen. Zunächst kamen Versuche mit ungeschälten Erbsen, dann mit geschälten zur Ausführung, die erst 1 Stunde in bewegtem Luftstrom, dann ¾ Stunden in Ruhe und wieder ¼ Stunde in bewegter Luft untersucht wurden, worauf wieder eine 1stündige Beobachtung folgte, bei der während der ganzen

Dauer die Luft bewegt war, und so ging es fort. Die Versuche wurden an 2 aufeinanderfolgenden Tagen je 7 Stunden zunächst in Luft durchgeführt. Die Ruhewerte sind oben verzeichnet, die Bewegungswerte unten.

Kohlensäureabgabe in Kubikzentimeter.

Luft	Erbsen mit Schale							
	1. Tag				2. Tag			
Ruhe	—	6,7	7,8	8,75	—	9,1	9,7	10,1
Bewegung	8,6	8,4	8,45	9,2	9,7	9,65	10,4	10,4

Betrachtet man die aufeinanderfolgenden Ruhe- und Bewegungswerte, so findet man etwas veränderte Verhältnisse. Das im normalen Verlauf gefundene Fallen der Kohlensäure kann nicht deutlich beobachtet werden, dafür bemerkt man ein Steigen sowohl der Ruhe- als auch Bewegungswerte, im übrigen ist die Kohlensäureabgabe in Luft während der Ruhe etwas geringer als in Bewegung. Es scheint hier wieder eine Absorption der Samenschale mitzuspielen, die bei ruhendem Luftstrom weniger überwunden wird als bei bewegtem, denn wenn die Luftbewegung ruht, ist die Kohlensäureabgabe geringer als in bewegter Luft. Die nachfolgenden Bewegungswerte erleiden dadurch eine Erhöhung. Während bei normalem Verlauf, wo keine Pausen eingeschaltet wurden, in früheren Versuchen der Durchschnitt für Luftwerte ungefähr 7 gefunden wurde, erreicht er hier Größen bis zu 8,5 am 1. Tag, 10 ccm am 2. Tag.

Ein Versuch, in dem die Samen sich in Wasser befanden, ergab folgende Werte:

Kohlensäureabgabe in Kubikzentimeter.

Wasser	Erbsen mit Schale							
	1. Tag				2. Tag			
Ruhe	—	5,2	5,1	4,95	—	3,6	3,51	3,9
Bewegung	6,4	7,5	7,5	7,3	6,2	5,25	5,9	5,7

In Wasser treten die veränderten Verhältnisse in den Wertereihen für Kohlensäure noch mehr in Erscheinung. Es sind die Ruhewerte noch deutlicher von den Bewegungswerten unterschieden, die Ruhewerte sind klein, entsprechend groß die Bewegungswerte. Ruhe- und Bewegungswerte zeigen nach anfänglicher Konstanz ein allmähliches Fallen. Das Wasser erhöht also das Speicherungsvermögen der Samenschale. Die Wasser- und Luftversuche sind grundverschieden, in Wasser tritt stärkstes Reagieren auf Ruhe und Bewegung ein.

Die entsprechenden Werte für die Sauerstoffaufnahme in dem gleichen Versuche waren folgende:

Sauerstoffaufnahme in Kubikzentimeter.

Luft	Erbsen mit Schale							
	1. Tag				2. Tag			
Ruhe	—	2,1	2,2	2,8	—	3,0	3,6	4,2
Bewegung	1,9	2,2	2,4	2,9	2,7	3,7	3,9	4,5

Den stark veränderten Werten für Kohlensäure in Luft und besonders in Wasser folgen nun sehr wenig beeinflußte Werte für Sauerstoff. Die Ruhe- und Bewegungswerte unterscheiden sich nicht so stark, wie das für die Kohlensäurewerte angegeben wurde, die Sauerstoffaufnahme in Luft erleidet also durch die Einschaltung von Ruhepausen nicht die Beeinflussung; unbekümmert um die Pausen schreitet die Sauerstoffaufnahme in steigender Tendenz fort.

Sauerstoffaufnahme in Kubikzentimeter.

Wasser	Erbsen mit Schale							
	1. Tag				2. Tag			
Ruhe	—	0,9	0,8	0,6	—	0,9	0,8	0,7
Bewegung	1,2	1,1	1,0	1,0	1,4	1,3	1,2	1,1

In Wasser unterscheiden sich die einzelnen Ruhe- und Bewegungswerte für Sauerstoffaufnahme wieder etwas, doch zeigen die gesamten Werte das gleiche Steigen, wie es bei normalen Versuchen in Wasser auch beobachtet wurde.

Die gleichen Versuche wurden mit Erbsen ohne Schale ausgeführt. Die Ergebnisse werden in gleicher Weise aufgeführt.

Kohlensäureabgabe in Kubikzentimeter.

Luft	Erbsen ohne Schale							
	1. Tag				2. Tag			
Ruhe	—	6,45	7,25	8,35	—	8,95	9,2	9,05
Bewegung	6,7	6,65	7,95	8,4	11,4	9,0	9,25	9,7

Bei entfernter Samenschale tritt ein bedeutend geringeres Reagieren auf die veränderten Strömungsverhältnisse auf. Die Ruhe- und Bewegungswerte für Kohlensäure in Luft sind nicht merklich voneinander verschieden, wenn die Samen von ihrer Schale befreit sind, jedenfalls sind die Unterschiede viel geringer als bei ungeschälten Erbsen. Die aufeinanderfolgenden Werte zeigen wieder ein Steigen. Eine stärkere Absorption während der Ruhe tritt auch hier auf, obwohl die Samenschale entfernt wurde. Man kommt wieder zu dem Schluß, daß die Samenschale nicht allein die Urheberin des Unterschiedes in Ruhe- und Bewegungswerten ist, sondern daß noch andere Teile des Samens mitspielen, vielleicht die unter ihr liegenden Gewebepartien. Der Samenschale kommt eine bestimmte Bedeutung für die Größe der Kohlensäurewerte zu.

Der gleiche Versuch ergab für die Sauerstoffaufnahme die folgenden Werte:

Sauerstoffaufnahme in Kubikzentimeter.

Luft	Erbsen ohne Schale							
	1. Tag				2. Tag			
Ruhe	—	3,6	4,1	3,9	—	4,7	4,8	5,7
Bewegung	2,9	4,1	4,4	4,4	5,2	5,1	5,4	5,8

Die Sauerstoffaufnahme in Luft auch bei geschälten Erbsen ist in Ruhe und Bewegung etwas verschieden, in Ruhe etwas kleiner. Im allgemeinen trifft man aber auch hier das dem normalen Versuch eigene Steigen.

Wir machen den gleichen Versuch mit Erbsen ohne Schale in Wasser.

Kohlensäureabgabe in Kubikzentimeter.

Wasser	Erbsen ohne Schale							
	1. Tag				2. Tag			
Ruhe	—	5,25	4,9	4,25	—	4,95	4,7	4,6
Bewegung	7,2	5,95	5,45	4,7	7,6	5,5	5,35	5,05

Das Wasser erhöht auch bei geschälten Erbsen das Reagieren auf die veränderten Strömungsverhältnisse. In Wasser unterscheiden sich die Ruhe- und Bewegungswerte mehr als in Luft. Vergleichen wir die Versuche, bei denen die Erbsen geschält und ungeschält waren und sich in Wasser befanden, miteinander, so sind die Unterschiede zwischen den Ruhe- und Bewegungswerten bei den ungeschälten Erbsen größer. Kleine Unterschiede sind auch bei geschälten vorhanden, was wieder anzeigt, daß auch bei geschälten Samen noch Absorptionserscheinungen im Spiele sind.

Wie verhält sich nun die Sauerstoffaufnahme bei Erbsen ohne Schale in Wasser?

Sauerstoffaufnahme in Kubikzentimeter.

Wasser	Erbsen ohne Schale							
	1. Tag				2. Tag			
Ruhe	—	2,0	1,8	1,7	—	1,5	1,4	1,4
Bewegung	1,4	2,8	2,5	2,3	1,8	1,8	1,6	1,7

In Wasser verhält sich die Sauerstoffaufnahme geschälter Erbsen ähnlich wie in Luft, jedoch tritt statt des Steigens, wie es immer gefunden wurde, ein allmähliches Fallen am Ende des 2. Tages auf.

Die Unterschiede zwischen Ruhe- und Bewegungswerte bei ungeschälten Erbsen sind in Wasser größer als in Luft. In Luft bemerkt man ein Steigen beider Zahlenreihen, in Wasser ein Fallen, während in Luft, besonders am 2. Tag, keine Beeinflussung der Kohlensäurewerte durch die Ruhe zu erkennen ist, sind die Werte für Kohlensäure in

Wasser am 1. Tag stark beeinflußt. Die Daten für Sauerstoff lassen sich in Luft und Wasser an beiden Tagen nicht in dem Maße beeinflussen, dabei behalten sie unbeirrt ihre steigende Richtung bei. Ein und dieselbe Veränderung im Apparat wirkt also auf den Atmungsvorgang der Keimlinge ganz verschieden ein. Die eine Komponente der Atmung, die Kohlensäureabgabe, reagiert auf die Veränderung in Luft noch stärker in Wasser, die andere Komponente, der Sauerstoff unterliegt diesem Einfluß nicht oder kaum merkbar. Entfernt man die Samenschale und prüft in Luft und Wasser, so findet man weniger starke Wirkungen auf die Kohlensäure als mit Schale; für Sauerstoff ist ein deutlicher Unterschied zwischen den Werten für geschälte und ungeschälte Erbsen nicht festzustellen. Die Samenschale erhöht also den Einfluß der Veränderungen auf die Werte der Kohlensäurereihe, sie macht sich nicht so geltend bei den Daten der Sauerstoffreihe.

Man führte die schon mit Erbsen unternommenen Versuche auch mit Weizen durch, wobei man genau, wie dort beschrieben, zu Werke ging. Man stellte die Untersuchung mit Weizensamen an, die sich in Luft und mit solchen, die sich in Wasser befanden. Die Beobachtung wurde auf einen Tag beschränkt.

Wir geben die Kohlensäure- und Sauerstoffwerte nunmehr zusammen wieder und beobachten zunächst, wie die Samen sich in Wasser verhalten.

Wasser	Kohlensäureabgabe in Kubikzentimeter.				Sauerstoffaufnahme in Kubikzentimeter.			
Ruhe	—	2,49	2,6	2,3	—	0,7	0,7	0,6
Bewegung	3,5	3,9	3,85	3,6	1,4	1,8	1,4	1,3

Betrachtet man die Ruhe- und Bewegungswerte der Kohlensäure in Wasser, so fällt auf, daß die Ruhewerte für Kohlensäure um ungefähr ein Drittel geringer sind als die Bewegungswerte, die Ruhewerte steigen anfänglich, fallen dann, während die Bewegungswerte ein dauerndes Fallen, abgesehen vom ersten Stundenwert, zeigen. Noch größer sind die Unterschiede zwischen Ruhe- und Bewegungswerten bei der Sauerstoffaufnahme in Wasser. Die Ruhewerte erreichen nur ungefähr die Hälfte des Bewegungswertes, beide Wertereihen fallen wieder, abgesehen vom ersten Wert.

Wurde der gleiche Versuch mit Samen gemacht, die sich in Luft befanden, so erhielt man die folgenden Werte:

Luft	Kohlensäureabgabe in Kubikzentimeter.				Sauerstoffaufnahme in Kubikzentimeter.			
Ruhe	—	3,1	3,17	3,2	—	1,3	1,5	1,3
Bewegung	4,4	3,9	4,07	4,16	1,6	1,6	1,6	1,7

In Luft ist der Unterschied der Kohlensäureabgabe in Ruhe und Bewegung nicht so groß als in Wasser, er beträgt vielleicht ein Viertel des Bewegungswertes, die beiden Zahlenreihen zeigen, wenn wir wieder vom ersten Wert absehen, ein langsames Steigen. Noch geringer sind die Unterschiede der Sauerstoffaufnahme in Ruhe und Bewegung, wenn die Samen sich in Luft befinden. Der Unterschied beträgt ungefähr ein Zehntel des Bewegungswertes, ein Steigen ist in beiden Reihen zu bemerken. Die Werte in Ruhe und Bewegung für Kohlensäure und Sauerstoff sind in Wasser weit verschiedener als in Luft. Das Speicherungsvermögen der Fruchtwand des Weizens ist also in Wasser noch viel größer als in Luft, auch vermag sie in Wasser viel weniger Sauerstoff aufzunehmen. In Wasser, durch das kein Luftstrom geschickt wird, nimmt die intramolekulare Atmung sicherlich einen großen Betrag der Gesamtatmung ein, denn die Werte nach der Ruhe übersteigen die Durchschnittswerte, die für 1 Stunde in den früheren normalen Versuchen festgestellt wurden, wo wir fanden:

Durchschnittskohlensäurewert für Bewegung: 3,8
„ „ „ Wasser: 2,4

Gleiche Veränderungen in der Luftströmung, wie bei der Erbsenkeimung, wurden auch bei der Weizenkeimung vorgenommen. Die Wirkung gestaltete sich aber anders als dort festgestellt. Die Änderung erstreckt sich weniger auf die Kohlensäurewerte, die nur in Wasser in noch stärkerem Maße beeinflußt werden als bei Erbsen; ein Unterschied tritt hier in den Sauerstoffwerten in Luft deutlich auf. Während die Sauerstoffwerte in Luft für Erbsen nicht beeinflußt wurden, sondern den normalen Verlauf zeigten, nehmen die Weizenkeimlinge in Luft, die nicht bewegt wird, weniger Sauerstoff auf, als wenn sie bewegt wird, noch mehr stellen die Unterschiede sich ein, wenn die Keimlinge in Wasser sich befinden. Bei Weizen haben wir also eine gleichgerichtete gleichmäßige Wirkung auf beide Komponenten der Atmung, die in Wasser deutlicher wird als in Luft. Das Wasser erhöht beide Wirkungen bei Weizen im Gegensatz zu Erbsen, wo nur die Kohlensäure so stark beeinflußt sich ergab.

Ähnlich wie in den vorangehenden Versuchen führte man jetzt Beobachtungen sowohl mit ungeschälten als auch geschälten Erbsen in Luft und Wasser derart aus, daß die Ruhezeit vergrößert und auf 1¾ Stunden verlängert wurde, der dann eine 1 Stunde dauernde Beobachtung mit bewegtem Luftstrom folgte.

	Kohlensäureabgabe in Kubikzentimeter pro Stunde						Sauerstoffaufnahme in Kubikzentimeter pro Stunde					
Luft	1. Tag			2. Tag			1. Tag			2. Tag		
Ruhe	—	4,8	4,7	—	5,3	5,7	–	2,0	2,3	—	3,1	3,4
Bewegung	8,1	8,1	8,4	8,1	8,45	8,5	2,3	2,7	3,1	2,9	3,3	3,6

In Luft ergeben sich Ruhewerte für Kohlensäure, die bedeutend geringer als die Bewegungswerte sind; aufeinanderfolgende Ruhewerte zeigen ein Steigen, die Bewegungswerte gestalten sich ziemlich konstant. Was die Sauerstoffaufnahme in Ruhe und Bewegung in Luft anbelangt, so muß hier besonders am 1. Tag ein kleinerer Ruhewert gegenüber einem höheren Bewegungswert vermerkt werden. Gegen Ende gleichen sich auch hier die Unterschiede aus.

Die entsprechenden Werte für Erbsensamen in Wasser sind die folgenden:

	Kohlensäureabgabe in Kubikzentimeter.						Sauerstoffaufnahme in Kubikzentimeter.					
Wasser	Erbsen mit Schale											
	1. Tag			2. Tag			1. Tag			2. Tag		
Ruhe	—	3,05	2,15	—	3,9	2,8	—	0,3	0,4	—	0.4	0,3
Bewegung	8,5	7,4	6,95	8,5	6,6	5,4	1,5	1,3	1,3	1,8	1,1	1,3

In Wasser sind die Unterschiede der Ruhe- und Bewegungswerte für Kohlensäure noch bedeutender, besonders jeweils in der dritten Reihe. Es ist ein Fallen der Ruhe- und Bewegungswerte zu verzeichnen. In Wasser fallen sehr kleine Ruhewerte für Sauerstoff auf. Die Ruhewerte betragen ungefähr ¼ der Bewegungswerte, während die Bewegungswerte ziemlich gleich sind. In Wasser wird wohl die Durchdringbarkeit der Samenschale für Sauerstoff in Ruhe erschwert. Es tritt wohl eine Rückkehr zur intramolekularen Atmung auf, was auch die geringere Kohlensäureausscheidung in Ruhe bedingen kann.

Wir beobachten Erbsensamen, die sich in Luft befinden und denen die Schale genommen ist.

	Kohlensäureabgabe in Kubikzentimeter.						Sauerstoffaufnahme in Kubikzentimeter.					
Luft	Erbsen ohne Schale											
	1. Tag			2. Tag			1. Tag			2. Tag		
Ruhe	—	3,1	4,25	—	5,1	6,05	—	2,5	4,0	—	2,8	5.9
Bewegung	6,5	5,65	6,5	10,7	8,1	9,45	3,0	3,6	3,7	3,5	4,0	4,1

Bei geschälten Erbsen findet man eine geringere Kohlensäureausscheidung in Ruhe als in Bewegung, wenn in Luft beobachtet wird. Die Sauerstoffaufnahme erleidet bei geschälten Erbsen in Luft durch die Pause eine geringere Beeinflussung. Das Steigen wie im normalen Versuch ist auch hier anzutreffen, in der zweiten Reihe ist der Ruhe-

wert kleiner als Bewegungswert, in der dritten ist es umgekehrt. Vielleicht spielt hier der Abbau der nicht ganz oxydierten Produkte der intramolekularen Atmung eine Rolle, was weiter untersucht werden müßte.

Die gleichen Versuche wurden nun in Wasser vorgenommen.

	Kohlensäureabgabe in Kubikzentimeter.						Sauerstoffaufnahme in Kubikzentimeter.					
Wasser	Erbsen ohne Schale											
	1. Tag			2. Tag			1. Tag			2. Tag		
Ruhe	—	3,3	3,25	—	3,2	2,75	—	1,0	0,9	—	0,8	0,6
Bewegung	7,5	6,0	5,4	8,0	5,4	4,55	1,9	2,0	1,8	2,4	1,7	1,4

In Wasser ist für die Kohlensäurewerte ein noch größerer Unterschied in Ruhe und Bewegung als in Luft festzustellen, außerdem ein Fallen der Werte, während in Luft ein Steigen dieser zu verzeichnen war. Betrachtet man die Kohlensäurewerte in Luft und Wasser geschälter Erbsen mit denen ungeschälter, so ergibt sich, daß die Ruhewerte ungeschälter Erbsen im Vergleich zu ihren Bewegungswerten viel kleiner sind als dies bei geschälten Erbsen der Fall ist. Dies ist wieder dem Fehlen der Samenschale zuzuschreiben. Da aber trotz des Fehlens der Samenschale ein wenn auch kleiner Unterschied zwischen Ruhe- und Bewegungswerte auftritt, so ist dabei an ein Mitspielen anderer Faktoren im Speicherungsprozeß der Kohlensäure zu denken. In Wasser wird die Beeinflussung der Sauerstoffaufnahme durch die Pausen größer, die Ruhewerte erreichen nur die Hälfte der Bewegungswerte, sie zeigen wieder das auch von früher her bekannte Fallen.

In den vorhergehenden Versuchen betrug die Ruhezeit 1¾ Stunden. Ungeschälte Erbsen in Luft ließen am 1. Tag eine Beeinflussung beider Komponenten erkennen. Kohlensäure- und Sauerstoffwerte werden in Ruhe kleiner als bei Bewegung. Am 2. Tag wirkt die Ruhe nur noch auf die Kohlensäurewerte, die Sauerstoffwerte haben ihr normales Steigen wieder erlangt. Bei geschälten Erbsen in Luft dauert die Beeinflussung der Sauerstoffwerte nur in der ersten Ruhepause an, dann steigt der Wert wie normal unbekümmert um die Pause weiter. Kohlensäurewerte zeigen ohne Schale eine ständige Beeinflussung, wenn sie sich auch geringer gestaltet als mit Schale. In Wasser wird der Einfluß auf die Kohlensäurewerte erhöht, er macht sich stärker bei ungeschälten als bei geschälten Erbsen geltend. Die Sauerstoffwerte haben in Wasser ihren normalen Verlauf verlassen, ein ständiges Fallen in der Ruhe, das durch das kurze Steigen in der Bewegung nicht ausgeglichen wird, tritt an seine Stelle. Kohlensäurewerte reagieren also

unmittelbar auf Ruhe und Bewegung in Luft und Wasser, die Sauerstoffwerte nur in Wasser, in Luft bleiben sie trotz anfänglichem Fallen dem normalen Steigen treu. In Luft und Wasser tritt also ein ganz verschiedenes Verhalten der beiden Komponenten auf. Ihre verschiedene Abhängigkeit von den Außenverhältnissen ist somit erwiesen, gleichveränderte Außenverhältnisse rufen bei den einzelnen Wertereihen verschiedene Wirkung hervor.

Bei den folgenden Versuchen dehnte man die Zeit, während der der Luftstrom ruhte, auf 3¾ Stunden aus. Zunächst gebe ich die Versuche wieder, bei der die Samenschale erhalten blieb.

	Kohlensäureabgabe in Kubikzentimeter.			Sauerstoffaufnahme in Kubikzentimeter.		
Luft	Erbsen mit Schale					
Ruhe	—	6,45	5,2	—	2,7	4,3
Bewegung	9,3	9,4	9,6	2,9	3,9	4,4

Die Kohlensäureabgabe in Luft ist bei ungeschälten Erbsen in Ruhe ungefähr ein Drittel geringer als bei bewegtem Luftstrom. Die Bewegungswerte steigen im Laufe der Beobachtung an. Die Sauerstoffaufnahme findet man in Ruhe etwas geringer als in Bewegung, in der letzten Stunde der Beobachtung stimmen Ruhe- und Bewegungswerte aber ungefähr überein.

	Kohlensäureabgabe in Kubikzentimeter.			Sauerstoffaufnahme in Kubikzentimeter.		
Luft	Erbsen ohne Schale					
Ruhe	—	7,2	7,25	—	2,6	3,4
Bewegung	7,0	7,8	7,9	2,6	3,1	3,7

Ohne Schale ist die Kohlensäureabgabe in Ruhe, wenn sich die Samen in Luft befinden, zwar etwas verschieden von den Bewegungswerten, aber der Unterschied ist nicht so groß als mit Schale. Der Einfluß der Schale ist auch hier zu ersehen. Ein kleinerer Unterschied kann, wie bei den vorhergehenden Versuchen, auch hier beobachtet werden. Die Sauerstoffaufnahme erleidet durch die große Pause fast keine Veränderung, sie steigt ruhig weiter.

Die Beobachtungen in Wasser wurden nun für Samen ohne Schale durchgeführt.

	Kohlensäureabgabe in Kubikzentimeter.			Sauerstoffaufnahme in Kubikzentimeter.		
Wasser	Erbsen ohne Schale					
Ruhe	—	1,75	1,6	—	0,7	0,9
Bewegung	7,0	9,6	10,95	1,5	2,4	3,5

In Wasser ist die Kohlensäureabgabe in Ruhe im Vergleich zum Bewegungswert sehr gering, ungefähr nur ein Sechstel der Abgabe in der Bewegung, ebenso verhält es sich mit der Sauerstoffaufnahme. Es wird wohl durch die lange Ruhe ein Sauerstoffmangel eintreten. Die intramolekulare Atmung gewinnt gegenüber der normalen Atmung an Bedeutung, die als Endprodukt weniger Kohlensäure liefert. Als Beweis ist wohl die höhere Kohlensäureabagabe in der darauf folgenden Bewegung bei nicht so erhöhter Sauerstoffaufnahme anzuführen.

Fassen wir auch diese letzten Versuche zusammen.

Dehnt man die Ruhe auf $3^3/_4$ Stunden aus, so findet man bei ungeschälten Erbsen eine Beeinflussung der Kohlensäurewerte derart, daß sie in Ruhe weniger Kohlensäure abgeben als in Bewegung. Das Fallen ist aber nicht mehr so stark und heftig als bei $^3/_4$ und $1^3/_4$ Stunden Ruhe. Eigentlich müßte man nach den Ergebnissen dieser Pausenversuche annehmen, daß die Unterschiede zwischen Ruhe- und Bewegungswerten bei weiterer Ausdehnung der Ruhezeit noch größer würden. Es erfolgt aber das Gegenteil der Erwartung. Es hängt dies wohl damit zusammen, daß Samenschale und Samen nur ein bestimmtes Maß von Kohlensäure speichern können. Daß dieses vorwiegend der Schale eigen ist, folgt daraus, daß bei geschälten Erbsen die Beeinflussung durch die Ruhe sehr gering ist. Man findet in der Ruhe bei den größeren Pausen sogar ein leises Ansteigen der Kohlensäurewerte. Der Sauerstoff gewöhnt sich durch die lange Ruhe an die veränderten Verhältnisse. In Luft, ob geschält oder ungeschält, zeigen seine Werte unbeirrt um das lange Ruhen des Luftstromes ein Steigen. Die Sauerstoffaufnahme unterliegt in weit geringerem Maße dieser Beeinflussung als die Kohlensäureabgabe. Das Wasser erhöht die Beeinflussung beider Zahlenreihen sehr stark, auch wenn die Erbsen geschält sind. Die Beeinflussung geht ziemlich gleichmäßig vor sich, in Ruhe tritt ein starkes Fallen, in Bewegung ein kräftiges Steigen auf, das das Fallen nicht nur ausgleicht, sondern sogar uoch überwiegt, wodurch immer höhere Werte erzielt werden.

Schluß.

Es kamen Bestimmungen von Kohlensäure- und Sauerstoffwerten mit den verschiedensten Objekten unter verschiedenen Verhältnissen zur Ausführung. Die Samen befanden sich in Luft, in Wasser, sie wurden teils in bewegtem Luftstrom, teils in ruhender Luft beobachtet, man suchte den Einfluß der Samenschale zu ermitteln, indem man sie geschält und ungeschält untersuchte. Es wurden Ergebnisse

verschiedenster Art ermittelt, so daß eine Zusammenfassung geboten erscheint.

Wir führen zunächst die Ergebnisse an, die mit Erbsen gewonnen wurden.

Erbsen in Luft zeigen, ob geschält oder ungeschält, stets steigende Sauerstoffwerte vom Beginn der Beobachtung an, dagegen fielen die Kohlensäurewerte in den ersten Stunden, um dann zu steigen. Das Fallen der Werte mit Schale währt längere Zeit als ohne Schale. Bei normalen Verhältnissen in Luft erhalten wir einen grundverschiedenen Verlauf der Kohlensäure- und Sauerstoffkurve, sowohl bei geschälten wie ungeschälten Samen.

Erbsen in Wasser ergeben von Anfang an, ob mit oder ohne Schale, steigende Sauerstoffwerte, gegen Ende der Beobachtung wurde dagegen ein Fallen festgestellt. Die Kohlensäurewerte verhalten sich wie in Luft, die Erbsen zeigen, ob sie geschält oder ungeschält sind, ihr eigenartiges Fallen, worauf ein allmähliches Ansteigen erfolgt. Bei gleichbleibenden Verhältnissen wird in Wasser ebenso wie für Erbsen in Luft ein grundverschiedener Verlauf der Kohlensäure- und Sauerstoffkurve ob mit oder ohne Schale beobachtet.

Weizen in Luft zeigt von Beginn der Beobachtung an steigende Sauerstoffwerte, dagegen nur schwach fallende Kohlensäurewerte in den ersten Stunden am ersten Tag, worauf dann ein Steigen folgt. Am 2. Tag ergibt sich ein fast paralleler Verlauf der Kohlensäure- und Sauerstoffkurve.

In Wasser ergeben sich fast parallele Kurven für Kohlensäure und Sauerstoff. Geringe Verschiedenheit der Kohlensäure- und Sauerstoffwerte in Luft tritt bei Weizen auf, die durch den Einfluß des Wassers ausgeglichen wird.

Leinsamen, die in Luft untersucht werden, liefern einen Abfall der Kohlensäurewerte in der 1. Stunde, dagegen steigen die Sauerstoffwerte an den beiden ersten Tagen, in denen beobachtet wurde. In Wasser findet man ungefähr gleiches Verhalten, nur sind die Werte für Sauerstoff auffallenderweise in Wasser am 1. Tage größer als in Luft.

Bei Weizen und Leinsamen klingt der verschiedene Verlauf der Kohlensäure- und Sauerstoffkurven etwas ab, der 2. Tag liefert fast parallelen Verlauf.

Bei Hafer stoßen wir, ob in Luft oder Wasser, ob mit oder ohne Spelze, auf ein weiteres Abklingen der Verschiedenheiten der Kohlensäure- und Sauerstoffwerte. Das bei Erbsen in besonders starkem Maße gefundene Abfallen der Kohlensäurewerte in den ersten 4 Stunden der

Beobachtung hat einem kurzdauernden Fallen Platz gemacht. In den meisten Fällen erstreckt es sich auf 1—2 Stunden, nur in Wasser ohne Spelze dauert es am 1. Tag 3 Stunden, am 2. Tag 4 Stunden. Die Sauerstoffwerte lassen in allen Fällen ein Steigen erkennen, von einigen Schwankungen abgesehen, die besonders in Wasser ohne Spelze stark sind.

Stärker tritt das Kohlensäurefallen auf wieder bei Helianthussamen. Es dauert mit Schale in Luft und Wasser länger als ohne Schale. Der Sauerstoff dagegen macht das Fallen wieder nicht mit, er zeigt ohne Schale ein ständiges Steigen mit weit geringeren Schwankungen als mit Schale. In Wasser tritt am 2. Tag, ähnlich wie es für Erbsen gilt, ein Fallen der Sauerstoffwerte gegen Ende der Beobachtung auf. Ein verschiedenes Verhalten der Kohlensäure- und Sauerstoffwerte tritt bei Sonnenblumensamen wieder deutlicher hervor, das bei ungeschälten stärker ausgeprägt erscheint als bei geschälten.

Schaltet man in der Luftbewegung Pausen ein, so zeigen in Luft die Sauerstoffwerte für Erbsen, ob man geschälte oder ungeschälte untersucht, fast keine Veränderung im Vergleich zum vorher festgestellten Verlauf, deutlicher tritt eine geringe Beeinflussung auf, wenn man in Wasser beobachtet. Ganz anders verhält sich die Kohlensäure; sowohl in Luft als in Wasser, ob mit oder ohne Schale, unterscheiden sich die Ruhewerte sehr stark von den Bewegungswerten. Man erhält größere Unterschiede, wenn man die Samen mit Schale oder wenn man sie in Wasser beobachtet. Die Kurven für Kohlensäure und Sauerstoff in Wasser mit Ruhepausen zeigen fast einen Parallelismus, das Wasser und die Ruhepausen vermögen also die Atmung so zu beeinflussen, daß der ursprünglich grundverschiedene Verlauf, der in Luft gefunden wurde, sich mehr und mehr ausgleicht.

Die Wirkung auf die Kohlensäurewerte nimmt mit der Größe der Ruhepause zu, aber nicht unbegrenzt, wie Versuche mit Pausen von $3^3/_4$ Stunden ergaben. In Luft ergibt sich für Kohlensäure und Sauerstoff ein ziemlich ähnlicher Verlauf. Es genügt also eine längere Luftpause um den Parallelismus hervorzurufen, wie ihn vorher kürzere Luftpause und Wasser erzielt haben. In Wasser tritt ebenfalls ein ähnlicher Verlauf der Kohlensäure- und Sauerstoffkurven auf. Mit Schale in Luft ist der Verlauf nicht so gleichmäßig als ohne, die Schale ist also unbedingt im Spiele. Man erzielt bei ungeschälten Samen einen weit größeren Unterschied zwischen Ruhe- und Bewegungswerten und viel stärker ansteigende Zahlenreihen.

Gleicher Verlauf der Kohlensäure- und Sauerstoffkurven wird beim Weizen in Luft und Wasser durch Einschaltung von $^3/_4$ Stunden

Pause in der Luftströmung erreicht. Das Verhalten unterscheidet sich von dem bei Erbsen gefundenen deutlich dadurch, daß hier eine sichtbare Beeinflussung der Sauerstoffwerte durch die kurze Pause auftritt, die bei Erbsen in dieser kurzen Zeit des Einwirkens unterblieb und erst in längeren Zwischenräumen und in Wasser auftrat.

Aus dem Ergebnisse ist zu ersehen, daß die Kohlensäureabgabe sich stets anders verhält als die Sauerstoffaufnahme. Der Parallelismus der beiden Zahlenreihen ist nur in seltenen Fällen festzustellen, er wurde in stärkstem Maße beeinflußt vorgefunden. Ändert man den Zustand des Mediums, so erkennt man einen deutlichen Einfluß auf die Zahlenreihen; man bekommt keine gleich verlaufenden Kurven. Wirkt eine Veränderung längere Zeit oder neben ihr noch eine zweite, so entsteht ein paralleler Verlauf, eine der beiden Komponenten ist also sicher empfindlicher gegen die Beeinflussung als die andere.

Verschiedene Werte für Kohlensäure und Sauerstoff wurden unter den jeweils angewandten Bedingungen festgestellt. Notwendigermaßen ergibt sich daraus, daß das Verhältnis $\frac{CO_2}{O_2}$, der Atmungskoeffizient, verschieden ist. Werte weit über 1 bis unter 1 wurden erhalten. Der Atmungskoeffizient stellt, wie ja bekannt und wie besonders Boysen-Jensen in seiner Arbeit ausgeführt hat, einen Maßstab für die molekulare und intramolekulare Atmung dar, und bringt ihr verschiedenes Wirken am Zustandekommen der Gesamtatmung zum Ausdruck. Boysen-Jensen sagt, daß der Parallelismus zwischen Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe von der intramolekularen Atmung in allen Fällen gestört werde, wo das Verhältnis zwischen dem Stärkegrad der intramolekularen und der normalen Atmung wechselnd ist. Ist also eine Beeinflussung des Wertes $\frac{CO_2}{O_2}$ durch irgendeine Veränderung zu erkennen, so wird dadurch eine Einwirkung dieser Veränderungen auf molekulare und intramolekulare Atmung dargetan. Derartige Einflüsse üben das Wasser und die Samenschale aus. Diese beiden Faktoren beeinflussen den Zusammenhang von molekularer und intramolekularer Atmung. Die wechselnde Größe des Wertes $\frac{CO_2}{O_2}$ während der verschiedenen Beobachtungen erlaubt nachstehende Folgerungen.

Bei keimenden Samen besteht zu Beginn und in den ersten Entwicklungsstadien der Keimung ein äußerst inniger Zusammenhang zwischen intramolekularer und normaler Atmung. Am Anfang herrscht zwar nur intramolekulare Atmung, die allmählich mehr und mehr nach-

läßt und zugunsten der normalen Atmung das Feld räumt. In dieser Entwicklung von der intramolekularen zur normalen Atmung treten Rückschläge auf, wenn nicht genügend Luft zur Verfügung steht, wenn der Luftstrom während kürzerer oder längerer Pausen ruht, wenn also die entstehende Kohlensäure nicht sofort weggeschafft und neuer Sauerstoff in genügendem Maße zugeführt wird. Es tritt dann Rückkehr zur intramolekularen Atmung auf. Wie festgestellt, wird der Sauerstoff bei seinem Eintritt in den Samen behindert und die Kohlensäure bei ihrem Durchtritt durch die Samenschale festgehalten. Die Samenschale kann also die Ursache für das Auftreten der intramolekularen Atmung sein. Solange sie unverletzt und unverändert wirken kann, hindert sie den Sauerstoff in solchem Maße, hindurchzugehen wie es für die normale Atmung notwendig ist, sie hält die entstandene Kohlensäure fest und läßt sie nur mit Widerstreben los. Aber nicht nur die Samenschale besitzt solche Fähigkeiten, auch den darunter liegenden Geweben sind sie in den ersten Tagen der Entwicklung eigen. Ein Vorherrschen der intramolekularen Atmung wird solange bestehen bleiben, als die Samenschale im ursprünglichen Zustand vorhanden ist, im Laufe der Keimung wird sie sich ändern, und dann fallen die die normale Atmung hemmenden Umstände fort. Dasselbe erreicht man auch, wenn man die Schale künstlich entfernt, die Urheberin der hemmenden Umstände ist beseitigt, Sauerstoff und Kohlensäure unterliegen fast keiner Behinderung mehr. Nur von seiten der darunter liegenden Gewebe geht noch eine solche aus, die aber viel geringer ist. Ist also die Schale gefallen, hört auch die intramolekulare Atmung auf, die normale überwiegt.

Erhöht werden diese hemmenden Eigenschaften der Samenschale durch Wasser. Dieses übt, wie festgestellt wurde, einen Einfluß auf die Intensität der Atmung keimender Samen aus. In Wasser wurde die Atmungstätigkeit fast aller Samen geringer als in Luft gefunden. Dieser Einfluß war sowohl bei Samen mit Schale als auch ohne Schale, zu finden, wenn er auch bei Samen ohne Schale etwas geringer sich gestaltete. Bei Hafer konnte für die Spelze eine ähnliche Einwirkung festgestellt werden, wie für die Samenschale gefunden war wenn auch in weit geringerem Maße. Es ist also anzunehmen, daß durch das Wasser die Schwerdurchdringbarkeit für Sauerstoff und das Speicherungsvermögen für Kohlensäure der Samenschale gesteigert wird. Befinden sich die Samen mit Schale in Wasser, so dauert die intramolekulare Atmung länger an, als wenn sie in Luft liegen. Nach einem kurzen Abnehmen der intramolekularen Atmung in Wasser gewinnt sie, wenn die Samen länger hier verbleiben, wieder an Umfang, die normale Atmung

wird zurückgedrängt. Die Samenschale behält in Wasser ihre hemmenden Eigenschaften länger als in Luft, bei längerem Verweilen in Wasser treten sie besonders stark auf. Bei keimenden Samen findet sich also trotz Vorhandenseins von Sauerstoff intramolekulare Atmung, es ist also nicht die Sauerstoffarmut der Grund, sondern lediglich die Samenschale trägt die Schuld, da sie dem Sauerstoff den Durchtritt erschwert, wenn sie ihn nicht ganz unmöglich macht. Erst eine allmähliche Veränderung der Samenschale beseitigt dieses Hindernis. Wenn geschälte Erbsen in Wasser untersucht werden, so liegen schon nach kurzer Zeit die Werte des Atmungskoeffizienten nahe an 1, was anzeigt, daß so die normale Atmung eingetreten ist.

Literaturverzeichnis.

1. Boysen-Jensen, P., Studien über den genetischen Zusammenhang zwischen der normalen und intramolekularen Atmung der Pflanzen. Det. Kgl. Danske Videns h. selsk. biol. Medd. IV. Li. 1923.
2. Fernandes, D. S., Aerobe und anaerobe Atmung bei Keimlingen von Pisum sativum. Recc. travaux bot. néerl. XX, 1923.
3. Godlewski, Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenatmung. Jahrb. f. wiss. Bot. 13, 1882.
4. Sierp, Hermann, Untersuchungen über die Kohlensäureabgabe aus keimenden Erbsensamen. Flora N. F. 8 und 9, 1925 (Goebelfestschrift).
5. Stålfelt, Die Permeabilität des Sauerstoffs in verwundeten und intakten Keimlingen von Sinapis alba. Biol. Zentralbl. 46, 11, 1926.
6. –, Die große Periode der Sauerstoffaufnahme. Biol. Zentralbl. 46, 11, 1926.

Das Thema vorliegender Arbeit erhielt ich Ostern 1925 von meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Sierp, gestellt. Die Untersuchungen wurden ausgeführt im Pflanzenphysiologischen Institut der Universität München. Für die zahlreichen Anregungen und die freundUnterstützung, die mir Herr Prof. Dr. Sierp während der Bearbeitung zugute kommen ließ, möchte ich meinen wärmsten Dank aussprechen.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

Über die Bildung anomaler Tracheiden im Phloem.

(Beiträge zur experimentellen Anatomie der Wurzel.)

Von **Hermann Timmel.**

Mit 14 Abbildungen im Text.

Die Wurzeln des Löwenzahns (Taraxacum officinale) gehören zu denjenigen Objekten, die auf Eingriffe der verschiedensten Art mit ergiebiger Gewebeneubildung und anderen histogenetischen Prozessen reagieren. Sie sind deswegen bereits wiederholt von einer Reihe von Autoren zu Untersuchungen verwertet worden, die sich entweder um Aufklärung der Regenerationsvorgänge bemühten, oder welche anderen Fragen der pathologischen Pflanzenanatomie und -morphologie zu dienen hatten. Unterstützt werden alle an Taraxacumwurzeln vorgenommenen experimentellen Untersuchungen namentlich dadurch, daß — eine auch den Gärtnern wohlbekannte Erscheinung — Taraxacumwurzeln und Stücke von solchen ein außerordentlich widerstandsfähiges, allen möglichen Insulten trotzendes Pflanzenmaterial darstellen[1]). Herr Professor Küster veranlaßte mich, die Reihe dieser Untersuchungen durch einige weitere zu vermehren und insbesondere der in Taraxacumwurzeln unter bestimmten Einflüssen auftretenden Bildung anomaler Gewebe meine Aufmerksamkeit zu schenken. —

Einleitung.

Schon bei Untersuchung dessen, was die Natur selbst liefert, kann es nicht entgehen, daß bei Wurzeln von Taraxacum anomale Gewebebildungen — lokale Korkbildung in der Rinde, Verwachsungserscheinungen und Geweberesorption, anomales Wachstum von Seitenwurzeln in der Rinde der Hauptwurzel usw. — weitverbreitet sind und zu einer Prüfung der Frage einladen, wie die genannten und ähnliche histo-

1) Von Arbeiten, welche Vorgänge anomaler Gewebebildung an Taraxacumwurzeln behandeln, nenne ich folgende: Wiesner, J., Biologie der Pflanzen, Wien 1889. Wiesner, J., Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz, Wien 1892. Rechinger, C., Untersuchungen über die Grenzen der Teilbarkeit im Pflanzenreich (Verhandlungen der zool.-bot. Ges. Wien 1893, Bd. **43**, S. 310). Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl., Jena 1925, S. 95 ff.

genetischen Prozesse im einzelnen vor sich gehen, und welche Faktoren ursächlich ihr Eintreten veranlassen und ihren Fortgang beeinflussen.

Untersucht man die unter normalen Bedingungen erwachsenen Wurzeln des Gartenlandes, so findet man gar nicht selten eine Reihe von Anomalien in der Verteilung der Leitbündelgewebe. In manchen dieser Fälle scheint ein Rückschluß auf die Ätiologie der Anomalien ohne weiteres zulässig, in anderen ohne Zuhilfenahme des Experiments verfrüht zu sein. Die meisten der hier in Rede stehenden Anomalien lassen sich in eine der nachfolgenden Gruppen einordnen.

1. Bildung von Tracheiden und trachealen Strängen im Phloem unter dem Einfluß traumatischer Reize und nach Verwachsung.
2. Zerklüftung des normalen Xylemzylinders und nachfolgendes Dickenwachstum der einzelnen Stränge.
3. Anomale Verdoppelung des Leitbündelringes.
4. Resorption toter Zellen, sogar verholzter Elemente.
5. Borkebildung in der Rinde.

Über diese Erscheinungen sei folgendes mitgeteilt:

1. Bildung von Tracheiden und trachealen Strängen nach Verwundung und Verwachsung.

Macht man Querschnitte durch Wurzeln, an denen schon äußerlich Verwundungen zu erkennen sind, so sieht man sehr oft unter diesen in der Rinde anomale Tracheiden entwickelt. Was die Lage der letzteren betrifft, so sind sie zumeist in unmittelbarer Nähe der Wunde ausgebildet. Nicht immer ist allerdings der Zusammenhang zwischen Verwundung und Tracheidenausbildung in der Rinde unzweifelhaft deutlich zu erkennen: auch äußerlich intakt aussehende Wurzeln können im Phloem Tracheiden aufweisen, so daß es zunächst schwer ist, über die Ätiologie der Tracheidenbildung begründete Vermutungen zu äußern. Ausbildung und Lage der Tracheiden zeigen mannigfaltige Verschiedenheiten; entweder sie liegen einzeln und zerstreut im Rindengewebe, oder sie sind zu Gruppen vereinigt. Häufig verlaufen sie in der Längsrichtung der Wurzel, seltener in radialer Richtung. Die ersteren sind in ihrem Verlauf oft wellenförmig gebogen.

Vielleicht ist an dem Zustandekommen der geschlängelten Zellenzüge die Wirkung der für viele Wurzeln konstatierten Kontraktion nicht unbeteiligt. Daß durch diese ursprünglich in longitudinaler Richtung gradlinig ausgebildeten Elemente der Wurzel, insbesondere der Holzteil, einen stark geschlängelten Verlauf erhalten können, ist mehrfach be-

obachtet worden. De Vries[1]) fand infolge Kontraktion der Wurzel bei Dipsacus fullonum, Cynara scolymus u. a. einen geschlängelten Verlauf des Xylemstranges; gleiche Beobachtungen machte Rimbach[2]) für viele Dikotylenwurzeln, Thoday[3]) insbesondere für die von Oxalis incarnata. Daß auch die Wurzeln von Taraxacum Kontraktion zeigen, haben de Vries[4]) und Rimbach[5]) des näheren untersucht.

Bei Verwachsung von zwei oder mehr Wurzeln, wie man sie in der Natur oft finden kann, treten nicht selten an den Verwachsungsstellen anomale Gefäße im Phloem auf. In der Brücke lebendigen Gewebes, welche je zwei Wurzeln miteinander verbindet, liegen dicht gehäuft in tangentialer Richtung streichende Gefäße. In weiterer Entfernung von der Brücke sind nur noch vereinzelt Tracheiden zu finden. Auch in dem zwischen je zwei verwachsenen Wurzeln liegenden Spalt liegen zuweilen zwischen totem Zelldetritus Gefäße oder Stücke von solchen: die nach Verwachsung entstandenen rindenständigen Gefäße sind durch Borkebildung von der Wurzel abgestoßen worden und nach Zerfall des dünnwandigen Gewebes noch an der Außenfläche der Wurzel liegen geblieben. Offenbar stammen die in dem Spalt liegenden Tracheiden von den in der Verwachsungsbrücke ausgebildeten, derart, daß von den Brückentracheiden durch Borkebildung einige abgestoßen wurden, und die Verwachsungsbrücke gleichzeitig durch Borkebildung an Breite verlor.

Auch an Querschnitten durch stark vernarbte Wunden, welche keine Verwachsungen durchgemacht hatten, konnte ich an der Wundfläche reichlich Gefäße oder Gefäßreste beobachten, die in gleicher Weise durch nachträgliche Borkebildung an dieser Stelle nach außen abgestoßen waren.

2. Zerklüftung des normalen Xylemzylinders und nachfolgendes Dickenwachstum der einzelnen Stränge.

Bei Taraxacumwurzeln macht man nicht selten die Beobachtung, daß der Xylemzylinder Zerklüftung aufweist, derart, daß sein zentraler

1) De Vries, H., Über die Kontraktion der Wurzeln (Landwirtsch. Jahrb. 1880, Bd. **9**, S. 37).

2) Rimbach, A., Über die Ursache der Zellhautwellung in der Endodermis der Wurzeln (Ber. d. D. bot. Ges. 1893, Bd. **11**, S. 100).

3) Thoday, D., The contractile roots of Oxalis incarnata (Ann. of Bot. 1926, Vol. **40**, S. 571).

4) De Vries, H., Über die Kontraktion der Wurzeln (Landwirtsch. Jahrb. 1880, Bd. **9**, S. 37).

5) Rimbach, A., Die Größe der Wurzelverkürzung (Ber. d. D. bot. Ges. 1926, Bd. **44**, S. 328).

Holzteil in mehrere Stränge zerfällt, von denen jeder von Kambium, Rindenzellen und konzentrischen Milchröhrenringen umgeben erscheint. Zerklüftungen solcher Art, wie ich sie bei Taraxacumwurzeln fand, sind bereits für andere Objekte oftmals beobachtet worden. Sie stellen für manche Gattungen und Arten Vorgänge normaler Entwicklung dar — ich erinnere an Serjania. In vielen anderen Fällen ist die Aufspaltung des normalen Holzzylinders ein Vorgang pathologischer Histogenese, wie z. B. bei den nach Verwundung[1]) oder bei der Gallenbildung[2]) beobachteten Erscheinungen.

Offenbar gehen solcher Xylemaufspaltung stets neue Zellteilungen in den lebendigen Anteilen des Holzes voraus; in dem neuen Gewebe kommt es zur Bildung neuer Kambien. Auch die Taraxacumwurzeln gehören zu den Objekten, deren Xylem reich an Parenchymelementen ist, und die daher zur Bildung der besagten Teilungsgewebe besonders befähigt sind. In anderen Fällen habe ich Aufspaltung und Zerklüftung des Xylemzylinders durch ansehnlich umfangreiche Parenchymmassen beobachtet, ohne daß es zur Umhüllung der Xylemteilstränge mit typischem Phloem gekommen wäre. Welche Faktoren eine solche Zerklüftung des Xylemzylinders herbeiführen, bleibt unklar. Doch darf als wahrscheinlich angenommen werden, daß — wie bei den anderen aus der Literatur[1]) bekannten Fällen — auch hier traumatische Eingriffe ihre Rolle gespielt haben.

3. Anomale Verdoppelung des Leitbündelringes.

Die Erscheinung, daß um den zentralen Xylemstrang herum, durch eine Reihe von normalen Rindenzellen von ihm getrennt, noch ein zweiter allseits geschlossener Xylemring verläuft, habe ich nur selten beobachtet. Zwei Möglichkeiten der Entstehungsweise sind vorstellbar: entweder die parenchymatischen Zellen des Holzes werden an einer ringförmigen Zone meristematisch und liefern ein neues Kambium, das in normaler Orientierung nach außen Phloem, nach innen Xylem ausbildet, — oder es bildet sich in einiger Entfernung vom zentralen Xylemkörper ein Meristem, das einen neuen Ring von Leitbündelgewebe bildet. An die erste der beiden Entstehungsmöglichkeiten lassen das vorhin geschilderte Verhalten der Holzparenchymzellen und ihre Be-

---

1) Küster, E., a. a. O. 1925, S. 182.

2) Houard, C., Recherches anatomiques sur les galles de tiges: pleurocécidies (Bull. scientif. de la France et de la Belgique 1903, T. **38**, 294; erwähnt Lasioptera Rubi auf Rubus und Gypsonoma aceriana auf Populus alba).

fähigung zu reicher anomaler Zellenproduktion denken. Für die zweite dürfte die Tatsache sprechen, daß der äußere der beiden Xylemringe keine Aufspaltung zeigt, was wohl der Fall hätte sein müssen, wenn in seinem Innern ein neues Kambium sich so ergiebig betätigt hätte.

Ähnliche Bilder konnte Schilberszky[1]) an Stengeln von Phaseolus multiflorus experimentell hervorrufen. Meine Versuche, ähnlich wie Schilberszky, auch an Taraxacum durch Verwundung eine Verdoppelung des Leitbündelringes hervorzurufen, blieben erfolglos.

4. Resorption verholzter Elemente.

Daß tote Bestandteile trotz ansehnlich dicker Zellwände von lebenden Nachbarzellen resorbiert werden können, ist schon mehrfach beobachtet worden. So berichtet Schilling[2]) über Resorption von Bastfasern in den von Hagelschlag beschädigten Flachsstengeln. Neben normal gestalteten Bastfasern fand er in diesen auch solche, die durch das Wachstum der Nachbarzellen plattgedrückt waren; in einigen Fällen war Auflösung der Bastfasern eingetreten und schließlich nur eine gelbliche, glasige Masse von ihnen übriggeblieben. Durch Vergleichung der von ihm gefundenen Bilder kommt Schilling zu dem Ergebnis, daß Bastfasern von der Pflanze resorbiert werden können. Über die Resorption von Geweben, die gegen chemische Agentien so widerstandsfähig sind wie z. B. Kork, berichten bereits Krieg[3]) und Mäule[4]). Bei ihren Beobachtungen handelt es sich um die Resorption des an der Verwachsungsstelle zweier Kalluswülste gebildeten Korkes, dessen allmähliche Auflösung so vor sich geht, daß er zunächst stellenweise schwindet, und „Korkinseln" übrig bleiben. Durch ihr allmählich fortschreitendes Abschmelzen wird schließlich die ganze Korkschicht gelöst. Während Mäule als lösenden Faktor einen fermentartigen Stoff annimmt, glaubt Krieg ohne Annahme eines solchen auskommen zu können.

Während es sich in diesem Falle um Resorption von stark verdickten oder verkorkten Elementen handelte, lagen bei meinen Unter-

---

1) Schilberszky, K., Künstlich hervorgerufene Bildung sekundärer (extrafaszikulärer) Gefäßbündel bei Dikotyledonen (Ber. d. D. bot. Ges. 1892, Bd. **10**, S. 442).

2) Schilling, E., Zur Kenntnis des Hagelflachses (Faserforschung 1921, Bd. **1**, S. 102).

3) Krieg, A., Beiträge zur Kenntnis der Kallus- und Wundholzbildung geringelter Zweige. Dissert. Würzburg 1908.

4) Mäule, C., Der Faserverlauf im Wundholz (Bibl. botanica 1895, Bd. **33**, S. 29).

suchungen verholzte Elemente vor. An der Verwachsungsstelle zweier Taraxacumwurzeln sah ich häufig auf Querschnitten braune Inseln im farblosen Phloem liegen. Sie bestanden aus körnigen Massen, in welchen oft Gefäße und Gefäßreste lagen. In vielen Fällen konnte ich an der Verwachsungsstelle, eingeschlossen von Phloemzellen, Gefäße finden, die nicht ihre normale runde Querschnittsform hatten, sondern platt deformiert oder bis zum Schwinden ihres Lumens zusammengedrückt waren. Den vom Gefäß freigegebenen Raum nahm eine Nachbarzelle des Parenchyms ein. In einigen Fällen konnte ich in den braunen Inseln deutlich Gefäßtrümmer wahrnehmen, die keinerlei Verholzungsreaktionen mehr zeigten. Wenn auch eine Auflösung der Gefäße nicht direkt beobachtet werden konnte, so fand ich doch die einer Resorption vorausgehenden Vorgänge wie Kollaps und Entholzung der Gefäße.

Durch Vergleich der erhaltenen Bilder glaube ich auf eine Resorption verholzter Elemente, hier insbesondere von Gefäßen, im Gewebe von Taraxacumwurzeln schließen zu dürfen.

5. Borkebildung in der Rinde.

Schon bei der Erwähnung der Verwachsung von Taraxacumwurzeln gedachte ich der Borkebildung, durch welche die an der Verwachsungsstelle entstandenen Tracheiden nach außen abgestoßen werden. Auf Querschnitten durch ältere Wurzeln sieht man oft innerhalb der Rinde in geringem Abstand von der Oberfläche einen braunen Gewebering verlaufen. Die Rindenzellen haben an dieser Ringzone drei oder vier tangentiale Teilungen erfahren und einen Korkring gebildet. Längsschnitte zeigen, daß die Rindenzellen vor der Korkmeristembildung auch ein oder zwei Querteilungen durchgemacht haben. Die außerhalb des Kambiums liegenden Rindengewebe gehen zugrunde; sie werden schwammig und locker, so daß man schon durch leichtes Reiben der Wurzeln ihre äußeren Schichten in Fetzen ablösen kann. Offenbar liegt typische Borkebildung vor. Für unsere Betrachtungen über pathologische Gewebebildungen bekommt die Fähigkeit der Taraxacumwurzeln zur Borkebildung dadurch ihr Interesse, daß das Borkemeristem wie normales, auch pathologisches Gewebe durchschneiden und pathologisch aufgebautes Rindengewebe vom Wurzelkörper abtrennen kann. In der normalen Histogenese ist Auftreten von Gefäßen in der Borke eine unbekannte Erscheinung.

Entstehung und Verlauf der auf dem Querschnitt sichtbaren Kork- und Borkelinie zeigen mancherlei Unregelmäßigkeiten. Das Borkemeristem

durchschneidet das Phloem keineswegs immer als ein zu Kambium und Milchröhrenringen konzentrischer Kreis; vielmehr kann die Meristembildung an verschiedenen Stellen der Wurzel in ungleichem Abstand von der Oberfläche einsetzen und zwischen verschiedenen Milchröhrenzonen sich betätigen; diese Ungleichmäßigkeiten schließen gleichwohl nicht das Zustandekommen eines zusammenhängenden Meristemringes aus: vielmehr bilden sich an einer oder mehreren Stellen knieförmig, radial oder schiefwinkelig verlaufende Verbindungsstücke, welche die in verschiedenen Milchröhrenkreisen liegenden Ringanteile des Korkmeristems miteinander verbinden.

Tracheidenbildung im Phloem.

Im vorangehenden haben wir die auffallendsten Anomalien besprochen, die sich bei der Untersuchung von Taraxacumwurzeln bemerkbar machen. Von diesen Anomalien habe ich insbesondere dem Auftreten von Tracheiden im Rindengewebe meine Aufmerksamkeit geschenkt, eine Erscheinung, die im folgenden nach histologischen und ätiologischen Gesichtspunkten erläutert werden soll. Dabei wird es sich freilich nicht vermeiden lassen, auch einige andere Befunde der pathologischen Anatomie zu diskutieren.

Die Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Gießen zu allen Jahreszeiten des Jahres 1926 und in den nachfolgenden Wintermonaten ausgeführt. —

Das zur Untersuchung gewählte Objekt steht überall in reichlicher Menge zur Verfügung. Ich entnahm die benötigten Wurzeln vornehmlich dem botanischen Garten zu Gießen und verfuhr mit ihnen in der Weise, daß ich nach irgendwelchen Eingriffen die Wurzeln wieder in normaler Haltung ins Erdreich pflanzte oder sie — ganz oder in Stücke zerlegt — auf feuchtem Sand im Gewächshaus oder im Laboratorium, der Beobachtung zugänglich sich entwickeln ließ. Es stellte sich heraus, daß selbst, wie schon Rechinger[1]) gezeigt hat, noch sehr kleine Stücke der Taraxacumwurzeln reaktionsfähig bleiben, ja daß sogar Stücke von dem Umfang, den man den üblichen mikroskopischen Schnitten zu geben pflegt, noch viele histogenetische Wandlungen erfahren. Bei der Kultur solch kleiner Gewebestücke auf feuchtem Sand verfaulten die Schnitte sehr bald, wenn nicht Holzkohle aufgetragen wurde, die schon bei den Versuchen anderer Autoren sich in gleichem Sinne bewährt hat[1]). Schnitte der genannten Art ließen sich unter

1) Rechinger, C., a. a. O. 1893, S. 310.

solchen Bedingungen mit Leichtigkeit 10—14 Tage am Leben erhalten und noch viele histogenetischen Prozesse erkennen. Nachdem zahlreiche Arbeiten der letzten Jahre das Interesse der Pflanzenphysiologen auf das Verhalten isolierter Zellen und Gewebe gelenkt haben, verdient vielleicht die Feststellung, daß Quer- und Längsschnitte von Objekten, wie den Löwenzahnwurzeln, auf künstlichen Medien so lange am Leben zu halten und zu so reichhaltigen histogenetischen Veränderungen zu bringen sind, besondere Beachtung.

Ich versuchte festzustellen, wie klein ein Wurzelstück sein kann, damit es noch Reaktionen irgendwelcher Art wie Kallusbildung oder Tracheidenbildung zeige. Ähnliche Versuche sind von Rechinger[1]) an verschiedenen Wurzeln ausgeführt worden, welcher prüfte, wie kleine Stücke seiner Objekte durch Regeneration aus Stücken noch ein Ganzes werden lassen können. Unter diesen hat er auch Wurzelstücke von Taraxacum untersucht, und kommt zu dem Ergebnis, daß als Grenze der Teilbarkeit — Rechinger nimmt dieses Wort im angeführten biologischen Sinne — sich eine Länge der Wurzel von 2,3 cm ergab. An noch kleineren Stücken wurde keine Regeneration beobachtet. Rechingers Ergebnisse über die Grenzen der Teilbarkeit konnte ich nicht bestätigen. Bei Querschnitten, die die Dicke der üblichen mikroskopischen Gewebeschnitte hatten und 14 Tage auf Kohle kultiviert wurden, konnte ich Kallusbildung feststellen; an manchen Schnitten waren auch Blätter entstanden. An einem Gewebestück von einem Gewicht von 0,0266 gm. konnte ich nach 12 Tagen ein grünes Regenerat mit einem etwa einen Zentimeter langen Blatte feststellen. Die Grenze der Teilbarkeit — in Rechingers Sinne — liegt also bei Taraxacum viel tiefer, als der genannte Autor angibt.

Der Unterschied seiner und meiner Resultate ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß Rechinger die Stücke im dampfgesättigten Raum kultivierte, während ich solchen zu vermeiden suchte, um Fäulnis zu verhindern.

Für die Wurzeln von Armoracia rusticana und Brassica rapa kommt Rechinger zu ähnlichen Resultaten wie ich für Taraxacum. Die Grenze der Teilbarkeit liegt nach ihm für diese Objekte bei Querschnittscheiben von 1,5 mm Dicke. —

Da beim Schneiden der frischen Wurzeln der ausströmende Milchsaft das mikroskopische Beobachten erschwert, wurden die Objekte vor der Untersuchung in 70% Alkohol fixiert.

---

1) Rechinger, C., a. a. O. 1893, S. 310.

1. Histologischer Teil.

Die Gewebebildungsprozesse, die man an künstlich beigebrachten Wunden der Taraxacumwurzeln beobachten kann, entsprechen im wesentlichen dem, was von zahlreichen anderen Objekten her bekannt ist. Wenige Tage nach dem Eingriff zeigt sich an den Wundflächen eine leichte Kallusbildung. Man sieht in einigen Fällen, daß die an der Oberfläche liegenden Rindenzellen am Leben bleiben und zu großen blasenartigen Zellen auswachsen. Solche Vorgänge sind auch von anderen Objekten her bekannt. Simon[1]) beobachtete sie an Stecklingen von Populus nigra, Küster[2]) an Blättern von Orchideen. Zumeist sind diese Zellen dünnwandig und zart, in einigen Fällen haben sie trachealen Charakter. Die von mir beobachteten Bilder stimmen mit denjenigen überein, welche Küster[2]) für Blätter von Cattleya beschreibt. In den Miniergängen der Phytomyza ilicis konnte Woit[3]) an den zu Kallusschläuchen ausgewachsenen Palisadenzellen von Ilex Verholzung und schwache Tüpfelung beobachten. Immerhin scheint die Entwicklung oberflächlich gelegener und über das Niveau der äußersten Zellenlage herausragender Tracheiden kein alltägliches Vorkommnis zu sein.

In noch anderen Fällen sieht man die an der Wundfläche liegenden Zellen auf ansehnliche Strecken hin zugrunde gehen. Tracheiden kommen im Rindengewebe also erst in tieferen Lagen zustande.

Wo wir das Kambium oder seine unmittelbare Nachbarschaft einen über die Wundfläche sich erhebenden Kallus produzieren sehen, entstehen in diesem Tracheiden oder andere Leitbündelelemente in der für die Kallusontogenie bekannten Weise.

Besonderes Interesse hat für uns die Entstehung der Tracheiden aus dem Rindengewebe. Bevor wir zu ihrer Schilderung übergehen, mögen noch einige Worte über einige gerade bei Taraxacum besonders auffällige, mikrochemisch leicht nachweisbare Wundreaktionen am Platze sein.

Bemerkungen über die Entstehung und Verteilung des Wundgummis. — Fast an allen Wunden, die den Taraxacumwurzeln beigebracht werden, fällt bei der Prüfung auf verholzte Gewebe das mit Phlorogluzin und Salzsäure sich rotfärbende Wundgummi auf.

---

1) Simon, S., Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Kallusgewebe von Holzgewächsen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1908, Bd. **45**, 376).

2) Küster, E., a. a. O. 1925, S. 81.

3) Woit, M., Über Wundreaktionen an Blättern und den anatomischen Bau der Blattminen (Mitt. d. D. dendrologischen Gesellsch. 1925, Nr. 35, S. 163).

Über Wundgummibildung sind wir für andere Objekte bereits durch die Untersuchungen zahlreicher Autoren orientiert[1]). Aus ihren Mitteilungen ist die Rotfärbung bekannt, welche Wundgummi in gleicher Weise wie verholzte Membranen nach Zusatz von Phlorogluzin und Salzsäure annimmt. Auch Färbung mit Mäules Reagens[2]) ergab bei meinem Objekt Rotfärbung der Wundgummimassen. Über zahlreiche Fälle, in welchen letztere und die Phlorogluzinreaktion einander widersprechende Resultate geben, vgl. man Siersch[3]).

Wundgummireaktion zeigen zunächst die der Wunde anliegenden Gewebeanteile. Weiterhin können in bestimmten Gewebearten, die weit von der Wundfläche entfernt liegen, Wundgummimassen auftreten.

Beziehung zu den Milchröhren. — Bei den in der freien Natur gefundenen Objekten, wie bei den im Laboratorium verwundeten konnte ich feststellen, daß nach Behandlung der Schnitte mit Phlorogluzin und Salzsäure in der Nähe einer Wunde besonders die Milchröhren gegenüber den anderen Rindenzellen eine starke Rotfärbung aufwiesen. An Längsschnitten war zu erkennen, daß nur die Membran rotgefärbt war, während der Inhalt meist gelbe Farbe aufwies. Bei Durchsicht vieler Präparate fand ich hie und da in den Milchröhren rotgefärbte Massen. Ob sie als reines Wundgummi oder als ein durch reichlichen Gehalt an solchem gefärbter Milchsaft anzusehen sind, mag dahin gestellt bleiben.

Bei Untersuchung der Milchröhrenwand ergab sich, daß sie nicht in ihrem ganzen Verlauf sich rot zu färben pflegt, sondern nur stellen- und fleckenweise. Die Membran der gewöhnlichen Rindenzellen zeigt nur an den Wundrändern Rotfärbung nach Imprägnierung mit Wundgummi. In der Literatur fand ich die Beziehung des Wundgummis zum Milchgehalt nicht erwähnt.

Beziehung zu Gefäßen. — Daß besonders die Gefäße vieler Pflanzen mit Wundgummi angefüllt werden, wissen wir aus Untersuchungen zahlreicher Autoren[4]). Auch bei Taraxacum konnte ich in ihnen oft auf ansehnlich weite Strecken rotgefärbte Füllmassen von Wundgummi erkennen.

---

1) Temme, F., Über Schutz- und Kernholz, seine Bildung und physiologische Bedeutung (Landw. Jahrb. 1883, Bd. **4,** S. 173). Prael, E., Vergleichende Untersuchungen über Schutz- und Kernholz der Laubbäume (Jahrb. f. wiss. Botanik 1888, Bd. **19,** S. 1). Tschirch, A. u. Will, A., Über die Sekretbildung im Wund- und Kernholz (Arch. d. Pharm. 1899, Bd. **237,** S. 369). Molisch, H., Studien über den Milchsaft und Schleimsaft der Pflanzen. Jena 1901, S. 290. Molisch, H., Mikrochemie der Pflanze. Jena 1913, S. 314ff. Küster, E., a. a. O. 1925, S. 146ff.

2) Mäule, C., Das Verhalten verholzter Membranen gegen Kaliumpermanganat, eine Holzreaktion neuer Art (Beitr. z. wiss. Bot., Bd. **4,** Stuttgart 1901).

3) Siersch, E., Vergleichende Versuche über die Mäule- und Phlorogluzinreaktion beim Nachweis der Verholzung (Mikrochemie, Nr. 9—16, 1926).

4) Weber, C. A., Über den Einfluß höherer Temperaturen auf die Fähigkeit des Holzes, den Transpirationsstrom zu leiten (Ber. d. D. bot. Ges. 1885, Bd. **3,** S. 345). Molisch, H., Zur Kenntnis der Thyllen, nebst Beobachtungen über Wundheilung in der Pflanze (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl. 1888, Bd. **97,** Abt. 1, S. 164, 292). Wieler, C., Die gummösen Verstopfungen des serehkranken Zuckerrohrs (Beitr. z. wiss. Bot. 1897, Bd. **2,** S. 67). Wieler, A., Die Funktion der Pneumathoden und des Aërenchyms (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. **32,** S. 503, 512).

Wir wenden uns hiernach zur entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung der Tracheiden, welche unabhängig von der vermittelnden Tätigkeit eines Kallus unmittelbar in der Rinde entstehen, und der aus ihnen sich aufbauenden Stränge. Die Rinde der Taraxacumwurzeln besteht aus prismatischen oder zylindrischen Zellen, deren Länge über sehr weite Strecken des Objektes dieselbe bleibt. Die Höhe dieser Rindenzellen beträgt nach meinen Messungen 80—90 μ. Dieser regelmäßige Aufbau der Rinde erleichtert die Prüfung der Frage, wie im Phloem die anomalen Tracheiden entstehen.

Die Entstehung der Tracheiden läßt drei verschiedene Modi erkennen:

1. Im einfachsten Falle werden die Phloemzellen ohne weiteres in ihrer ganzen Länge zu Tracheiden (Fig. 2).

2. In anderen Fällen machen die Rindenzellen zunächst eine Querteilung durch, bevor Wandverdickung, Verholzung usw. einsetzen. Die Teilstücke der Phloemzelle nehmen trachealen Charakter an. Diese Querseptierung der Rindenzellen beobachtete ich namentlich in unmittelbarer Nähe der Schnittfläche, die durch das Phloem gelegt war.

Die Zerlegung längsgestreckter Rindenzellen in mehrere Querstücke entspricht dem, was von Kambiumzellen oder ihren Tochterzellen für die Bildung des Wundholzes bekannt ist[1]: Je stärker der Wundreiz, d. h. je näher die Wundfläche, desto größer die Zahl der Teilstücke, in die sich eine Kambiumzelle zerlegt, und um so kürzer daher die Holzelemente, aus denen sich das nach der Verwundung entstandene Wundholz aufbaut.

Den Vorgang, daß nach Verwundung oder irgendwelchen anderen Eingriffen die Zellen sich lebhaft teilen, ohne vorher zu wachsen, hat Winkler[2] (Beobachtungen an Epidermiszellen von Torenia) als „Furchung" bezeichnet. Daß die Teilprodukte gefurchter Zellen verholzen und trachealen Charakter annehmen können wie bei Taraxacum, ist von früheren Beobachtungen bereits bekannt. Grundgewebszellen der Blätter vieler Pflanzen liefern nach Furchung Tracheiden, wie Freundlich[3] für Impatiens, Fittonia, Achyranthes u. a. beschrieben hat.

---

1) De Vries, H., Über Wundholz (Flora 1876, Bd. **59**, S. 2). Trécul, A., Observations relatives à l'accroissement endiamètre des végét. dicot. ligneux (Ann. sc. nat. Botan., sér. 3, T. **17**, S. 250). Küster, E., a. a. O. 1925, S. 113 ff.

2) Winkler, H., Über regenerative Sproßbildung auf den Blättern von Torenia asiatica L. (Ber. d. D. bot. Ges. 1903, Bd. **21**, S. 96).

3) Freundlich, H. F., Entwicklung und Regeneration von Gefäßbündeln in Blattgebilden (Jahrb. f. wiss. Bot., 1909, Bd. **46**, S. 137).

Die Produktion von Tracheiden seitens gefurchter Rindenzellen erfolgt in der Weise, daß entweder alle Teilstücke oder nur einzelne von diesen trachealen Charakter annehmen. Dieser Unterschied im Schicksal der Furchungsteilstücke der Rindenzellen ist bedeutungsvoll für die Form der aus zahlreichen Stücken sich zusammenfügenden Tracheidenstränge. Die bisher besprochenen Modi können sich in der Weise miteinander kombinieren, daß selbst benachbarte Rindenzellen sich verschieden verhalten, indem einige ungeteilt zu Tracheiden werden, andere sich quer teilen und aus ihren kurzen Stücken tracheale Elemente hervorgehen lassen (Fig. 1).

3. In noch anderen Fällen tritt ein typisches Kambium auf; erst seine Teilprodukte werden zu Tracheiden.

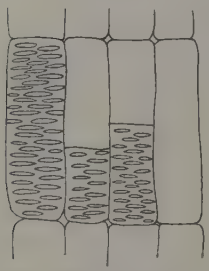


Fig. 1. Drei nebeneinanderliegende Tracheiden; die lange ist aus einer ungeteilten Rindenzelle, die kurzen sind aus Teilprodukten einer gefurchten entstanden.

Dem histologischen Bau der Rinde und den von ihr betätigten Funktionen entspricht am meisten die Entstehung von Tracheidensträngen, die in der Längsrichtung des Organs streichen. Solche in longitudinaler Richtung verlaufende Stränge kann man leicht an allen Wurzelstecklingen im wechselnden Abstand vom normalen Xylemzylinder beobachten. Was ihre Entwicklungsgeschichte betrifft, so sind die einzelnen Glieder, aus denen sich der Strang aufbaut, vorzugsweise durch Umwandlung ganzer Rindenzellen entstanden.

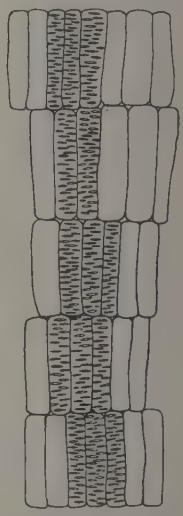


Fig. 2. Longitudinal verlaufender Tracheidenstrang. Ungeteilte Rindenzellen haben sich zu Tracheiden umgebildet.

Indem mehrere unter- und übereinander liegende Rindenzellen das gleiche Schicksal erfahren, entstehen lange Reihen von Tracheiden, die einzeln, meist aber zu mehreren das zartwandige Phloem durchziehen, wie Fig. 2 zeigt. In manchen Fällen sind die die Gruppen aufbauenden Einzelstränge durch dünnwandiges Parenchym voneinander getrennt; in anderen hingegen fehlt dieses, so daß mehrreihige Tracheidenkomplexe entstehen. Die Verwandlung der Phloemzellen in tracheale Elemente führt bei Taraxacum zu ähnlichen Bildern, wie sie Küster[1]) für die

1) Küster, E., a. a. O. 1925, S. 116, Fig. 79.

Stecklinge der Pappel angibt. Ein Unterschied zwischen diesem und den von mir gefundenen Bildern besteht darin, daß es sich bei den Taraxacumwurzeln vielfach um die Umwandlung von Dauergewebszellen in tracheale Elemente handelt, während bei den von Küster gegebenen es die soeben unter dem Einfluß des Wundreizes entstandenen Produkte des Kambiums sind, welche dieselbe Umdifferenzierung durchmachen.

Mit wesentlichen Abweichungen von der Struktur der normalen Wurzel und ihrer Leitbündel machen uns die in radialer Richtung streichenden Tracheidenstränge bekannt. Zu ihrer experimentellen Erzeugung diente eine Versuchsanstellung, auf die auch noch später in anderem Zusammenhange zurückzukommen sein wird. Der zentrale Xylemstrang der Taraxacumwurzeln wurde durchschnitten und ein Verwachsen der nur durch Rindengewebe miteinander verbundenen Stücke durch ein in den Spalt gelegtes Deckglas verhindert. In den Lappen des Rindengewebes, welches die beiden Teilstücke

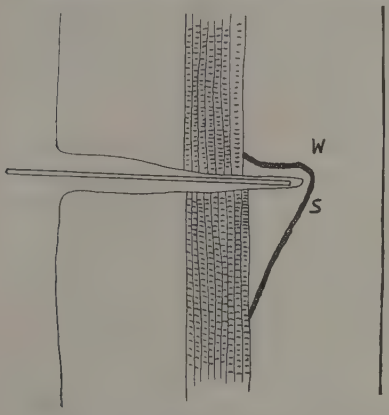


Fig. 3. Der Xylemstrang ist durch einen horizontalen Schnitt unterbrochen. Vom Wurzelpol W ist eine Verbindungsbrücke durch das Rindengewebe ausgebildet (schematisiert).

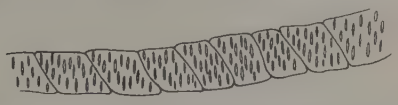


Fig. 4. Radial verlaufender Strang; die Tracheiden rhombisch geformt.

der Wurzel miteinander noch zusammenhielt, bildete sich stets eine tracheale Verbindungsbrücke der getrennten Xylemanteile aus (Fig. 3). Den vom Wurzelpol W ausgehenden, in nächster Nähe der Wundfläche an das normale Xylem anschließenden Schenkel des Tracheidenstranges sieht man, wenn der Schnitt tief genug über das Xylem hinaus ins Rindengewebe geführt war, eine Strecke weit in radialer Richtung nahezu senkrecht zur Längsachse verlaufen. Vom Sproßpol S aus wird die Verbindung durch einen steil verlaufenden, der Längsachsenrichtung sich nähernden Strang vermittelt.

Diese in der Richtung des Radius streichenden Tracheidenstränge bestehen aus kurzen und längeren Stücken; die kurzen ließen ihre Herkunft von „gefurchten“ Rindenzellen deutlich erkennen, die längeren waren durch Umdifferenzierung ungeteilter Rindenzellen entstanden. In

manchen Fällen zeigten die einzelnen Glieder eine rhombische Gestalt (Fig. 4); offenbar hatten die Rindenzellen bzw. ihre Teilstücke vor ihrer Umwandlung zu Tracheiden ein schwaches Wachstum ihrer Spitzen in Richtung des Wurzelradius betätigt (gleitendes Wachstum) und dann erst Verdickung und Verholzung erfahren.

Ähnliche in radialer Richtung ausgebildete Tracheidenstränge zwischen unterbrochenen Leitbündeln hat auch Simon[1]) für Sprosse, ähnliches Freundlich[2]) für Blätter beschrieben. Auch hier entstehen die Glieder des Tracheidenstranges entweder aus ganzen Parenchymzellen oder aus Teilstücken von solchen.

Leitbündelanastomosen, welche zwischen longitudinal verlaufenden Strängen Querverbindungen herstellen, sind in den Knoten der Achsen, in Monokotylenblättern und in anderen Organen weitverbreitet. Daß sie in monostelär gebauten Wurzeln normalerweise fehlen, ist selbstverständlich. Bei pathologisch veränderter Leitbündelverteilung können sie aber auch in diesen auftreten. Ich beobachtete wiederholt Taraxacumwurzeln, die in der Rinde die bereits beschriebenen longitudinal verlaufenden Tracheidenstränge gebildet hatten und durch radial orientierte, mehrere Milchröhrenringe durchlaufende Tracheidenbahnen jene mit dem normalen zentralen Xylemzylinder in Verbindung treten ließen. Diese Stränge bestanden aus schmalen, langen Tracheidenstücken und verliefen gradlinig oder mit geringen Wellungen vom anomalen zum normalen Holz. Die Form ihrer Zellen läßt annehmen, daß auch bei ihrer Entstehung gleitendes, in der Richtung des Radius sich betätigendes Wachstum eine Rolle gespielt hat.

Der dritte Fall, in welchem wir radiale Tracheidenstränge entstehen sehen, wird dann verwirklicht, wenn zwei Wurzeln miteinander verwachsen: die beiden Xylemzylinder können alsdann durch radial streichende Tracheidenstränge miteinander in Verbindung treten.

Man vergleiche die weiter unten gegebene Darstellung der Verwachsungsvorgänge.

Schließlich können auch tangential streichende Gefäßstränge ausgebildet werden, wie schon bei Besprechung der Verwachsungserscheinungen (S. 205) zu erwähnen war. Bei vielen Verwachsungen, wie sie spontan an Taraxacumwurzeln sich abspielen, sieht man gerade in der Ebene, welche die Grenze der beiden Pfropfsymbionten bedeutet, oder in ihrer nächsten Nähe

1) Simon, S., Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Gefäßverbindungen (Ber. d. D. bot. Ges. 1908, Bd. **26**, S. 364).

2) Freundlich, H. F., a. a. O. 1909, S. 201.

tangential verlaufende Tracheiden und Tracheidenstränge sich entwickeln. Über die Entstehungsgeschichte dieser Tracheidenstränge vermag ich namentlich deswegen mich nicht mit der gewünschten Ausführlichkeit zu äußern, weil ich sie ausschließlich von den in der Natur vorgefundenen Stücken her kenne. Doch ist vermutungsweise anzunehmen, daß auch hierbei dieselben Vorgänge des gleitenden Wachstums in Frage kommen wie bei radial und longitudinal verlaufenden Strängen. Daß longitudinal verlaufende Tracheiden durch Kontraktion der Wurzeln verlagert werden können, und ihr Verlauf sich einer tangentialen Richtung wenigstens zu nähern vermag, darf als Möglichkeit nicht unbeachtet bleiben; das Zustandekommen tangential streichender Stränge ausschließlich auf solche Verlagerungen zurückzuführen, geht aber keinesfalls an, da gar nicht selten tangential streichende Tracheiden in einem Rindengewebe gefunden wurden, dessen Parenchymzellen und Milchröhren keine Andeutung weitgehender Verlagerungen aufwiesen.

Die Bedeutung, welche die Untersuchung von Wurzelverwachsungen an mehreren Stellen unserer Darlegungen beansprucht, mag eine kurze zusammenfassende Darstellung der an Taraxacum beobachteten Wurzelverwachsungen rechtfertigen.

Wurzelverwachsungen wurden ausschließlich an denjenigen Stücken studiert, die die Natur selbst in beträchtlichem Maße demjenigen liefert, der eine große Zahl von Wurzeln durchzumustern nicht scheut.

Aus der Literatur sind mir anatomische Angaben über nur wenige Wurzelverwachsungen bekannt geworden. Die Verwachsung der Wurzeln kann in verschiedener Weise vor sich gehen.

1. Es findet nur oberflächlich in den peripherischen Teilen des Rindengewebes eine Verwachsung statt; das Parenchymgewebe bleibt erhalten, und eine Verbindung der Xylemstränge tritt nicht ein (Hoya carnosa, Hedera helix und Tecoma radicans) [1]).

2. Durch den Druck der Wurzeln aufeinander werden die äußersten Gewebeschichten an der Verwachsungszone der beiden Wurzeln verdrängt und abgestoßen, bis endlich die beiden Kambiumringe aneinanderstoßen und eine Vereinigung der beiden Xylemstränge eintritt. Von nun an werden von dem die beiden Wurzeln umhüllenden Kambiummantel gemeinsame Jahresringe um die verwachsenen Holzkörper angelegt (Ficus scandens) [2]).

3. Die Wurzeln verwachsen zwar nur in den äußeren Rindengeweben; es tritt aber eine Verbindung der beiden Xylemstränge derart ein, daß durch das trennende Rindengewebe in radialer Richtung Tracheidenbrücken ausgebildet werden.

Bei den im nachfolgenden geschilderten Verwachsungserscheinungen der Taraxacumwurzeln kommen nur die sub 1 u. 3 genanten Entwicklungsmodi in Betracht.

---

1) Franke, M., Beiträge zur Kenntnis der Wurzelverwachsungen (Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1883, Bd. **3**, S. 307).

2) Worsdell, W. C., The Principles of Plant-Teratology, London 1915. Vol. **1**, S. 70.

Auf künstlichem Wege Verwachsungen herbeizuführen gelang nicht: es wurde versucht, durch tangentiale Längsschnitte die Wurzeln vom Kork zu befreien, um sie paarweise mit ihren verwundeten Flächen aneinander zu fixieren; es wurde weiterhin versucht, durch Querschnitte beigebrachte Wunden wieder verheilen zu lassen und keilförmig zugeschnittene Stücke, durch tangentiale Schnitte losgelöste Rindenlappen usw. auf geeigneter Unterlage zum Anwachsen zu bringen; die Versuche hatten aber nicht den gewünschten Erfolg: alle Stücke gingen nach kurzer Zeit in Fäulnis über, und nur an einigen von ihnen ließ sich eine auf kurze Strecken durchgeführte Verwachsung feststellen. Dauerhafte Pfropfungsresultate kamen niemals zustande. Dieser Mißerfolg mag überraschend sein, da in der Natur dicht nebeneinander sich entwickelnde Wurzeln offenbar häufig miteinander verwachsen, ja sogar ganze Bündel von Wurzeln zu einem einheitlichen Stück verschmelzen können. Ob der negative Ausfall meiner Versuche auf allzu schwere traumatische Schädigungen zurückzuführen ist, welchen naturgemäß stets ein erheblicher Milchsafterguß folgte, und ob in der Natur ein langsam sich erhöhender mechanischer Druck, den benachbarte Wurzeln aufeinander ausüben, und eine allmähliche Verdrängung und Resorption der oberflächlichen Gewebeschichten die Überschüttung der Kontaktflächen mit Milchsaft ausschließt und die Bedingungen für eine dauernde Verwachsung günstiger gestaltet, mag dahin gestellt bleiben.

Die der freien Natur entnommenen Proben verwachsener Taraxacumwurzeln zeigen je nach der Zahl der verbundenen Individuen und der Länge der Verwachsungszonen sehr verschiedenartige Formen, über deren Zustandekommen dem fertig ausgebildeten Wurzelkomplex gegenüber oftmals keine klare Meinung sich gewinnen läßt; offenbar sind auch allerhand Verzweigungsvorgänge (Nebenwurzelbildung) und Sproßregenerationen, sowie die oben geschilderten Zerklüftungsvorgänge imstande, das verwickelte Bild noch komplizierter zu machen. Dieselben Umstände, welche die morphologische Deutung der Objekte erschweren, machen sich bei der anatomischen Untersuchung störend bemerkbar: auch bei einem gewissenhaften Vergleich serienweise angefertigter Quer- und Längsschnitte bleiben diejenigen Fälle zahlreich, bei welchen sich über die histogenetischen Prozesse der Verwachsungen und deren Folgen kein klares Urteil gewinnen läßt. Immerhin habe ich durch zahlreiche Grabungen, die ich zu allen Jahreszeiten vorgenommen habe, eine stattliche Reihe von Wurzelverwachsungen gewonnen, welche die klare Einordnung in eine der folgenden Gruppen gestatteten.

1. Die Xylemstränge der beiden Pfropfungspartner bleiben unverbunden, d. h. tracheale Anastomosen werden nicht gebildet.

Zwei Gruppen lassen sich dabei wieder unterscheiden:

a) Der aus Rindengewebe aufgebaute Streifen zwischen den beiden Xylemzylindern besteht durchweg aus unverholztem Gewebe. Tracheale Elemente sind nicht zu erkennen. Bei manchen Wurzeln bekommt das in der Verwachsungszone liegende Parenchymgewebe durch zahlreiche Interzellularen einen sehr lockeren, schwammigen Bau; in anderen Fällen ist es in normaler Dichte entwickelt. Warum in dem Rindengewebe keine Tracheiden ausgebildet werden, läßt sich schwer entscheiden. Es wäre vorstellbar, daß diese Fälle noch sehr junge Verwachsungsstadien darstellen, und daß eine Tracheidenbildung später noch eingesetzt hätte.

b) In dem Rindengewebe sind tracheale Elemente erkennbar. Entweder bleibt ihre Zahl gering, und der bevorzugte Ort ihrer Entstehung ist der Rand der

Kontakt- und Verwachsungsfläche bzw. ihre Nähe, oder ihre Zahl ist ansehnlich, und auf manchen Querschnitten sieht man die Kontaktfläche in ihrer ganzen Ausdehnung von solchen durchsetzt.

2. Die Xylemstränge der beiden Pfropfsymbionten sind durch eine tracheale Querbrücke verbunden. Diese Brücke besteht nicht aus ein oder wenigen Tracheidensträngen, sondern ein ansehnlich breites Band, aus einzelnen Strängen bestehend, stellt die Verbindung her. An einer und derselben Verwachsungsstelle können sowohl radial als auch tangential verlaufende Tracheiden ausgebildet werden. Welche von ihnen zuerst entstehen, konnte nicht mit Bestimmtheit festgestellt werden.

Die bisher besprochenen Tracheiden lassen entweder in der äußeren Form ihre Herkunft von ganzen Rindenzellen oder von deren Teilstücken noch deutlich erkennen — oder unterscheiden sich von den unveränderten Rindenzellen oder deren Teilstücken durch diejenigen

Fig. 6.

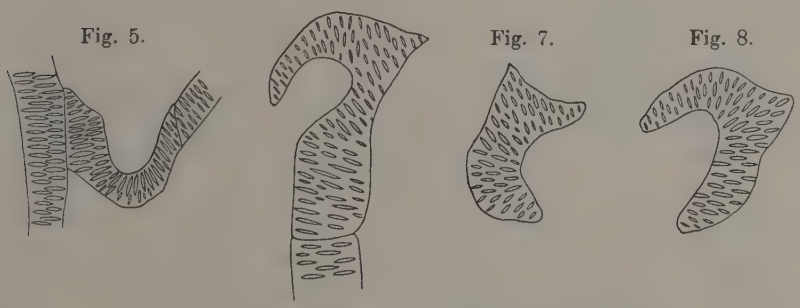


Fig. 5—8. Anomal gestaltete Tracheiden (vgl. Text).

formalen Veränderungen, welche das Spitzenwachstum der jungen trachealen Zellen und ihre durch gleitendes Wachstum erreichte Streckung mit sich bringen. Diese Wachstumserscheinungen führen zur Bildung zusammenhängender aus prosenchymatisch zugespitzten Stücken bestehender Stränge. Daneben sehen wir aber auch das Wachstum der zu Tracheiden sich wandelnden Zellen in ganz anderer Weise sich betätigen, indem nicht nur an zwei einander gegenüberliegenden Polen die Zellen sich zuspitzen und strecken, sondern auch isolierte Tracheiden zu wunderlichen Mißformen heranwachsen. Fig. 5—8 zeigt einige solche Formen.

Die Tracheiden sind mehr oder weniger gebogen und erinnern mit ihrer Form an die von Vöchting[1]) in Kohlrabi gefundenen Fasern

1) Vöchting, H., Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. Tübingen 1908, Taf. 2, Fig. 29.

und an die von demselben Forscher beschriebenen abnorm gestalteten Wundholztracheiden der Cydonia japonica[1]).

Von der Formenmannigfaltigkeit, welche diesen Zellen erreichbar ist, geben Fig. 5—8 nur Proben. Die Zellen wachsen nicht nur an ihren Polen zu langen, graden oder regellos gekrümmten oder in weitem Bogen geschwungenen Gebilden aus, sondern lassen seitlich spitze Protuberanzen zwischen die zartwandigen Nachbarzellen gleiten. Drei- und mehrspitzige Zellen sind nicht selten. Wie bei Vöchtings Objekten können auch hier die anomalen Zellen sich verzweigen. Die verzweigten wie die gekrümmten Zellen können ihr anomales Wachstum so weit treiben, daß sie schließlich zu einem Ringe sich zusammenschließen. Fig. 9 zeigt eine solche Ringtracheide, an deren Symphyse die Querwand noch erhalten ist, und eine weitere, deren Querwand gelöst ist, und deren Lumen einen zusammenhängenden ringförmigen Raum darstellt.

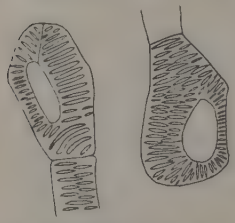


Fig. 9. Ringförmig gestaltete Tracheiden (vgl. Text).

Zu den Anomalien der Tracheidenform kommen die der Fusion. Überall, wo an den zu besagten Anomalien befähigten Teilen des Rindengewebes zwei Tracheiden einander berühren, kann Fusion eintreten: die dabei miteinander sich verbindenden Lumina lassen je nach Gestalt der Zelle, nach Lage der Fusionsstellen und Gruppierung der teilnehmenden Zellen die mannigfaltigsten Raumformen zustande kommen. Die auffallendsten sind die ringförmigen, die — im Gegensatz zu den soeben erwähnten — vom Lumen zweier oder mehrerer Zellen geliefert werden. Ringsysteme, welche aus drei oder mehreren Zellen bestehen, wie sie Vöchting[2]) im Verwachsungsgewebe invers transplantierter Organe beobachtet hat, und wie sie auch Küster[3]) im Kallus von Beta sah, konnte ich überall im Kallus von Taraxacum beobachten. Aus zwei Zellen bestehende Ringsysteme konnte ich noch in beträchtlichem Abstand vom Kallus in der Rinde beobachten, in deren zartwandigem Gewebe hie und da Paarlinge von Tracheiden eingestreut liegen, deren Glieder miteinander zu Ringen fusioniert sind. Während im normalen Verlauf der Gefäßbildung die Querwände aufgelöst werden, handelte es sich bei diesen Paarlingen um lokale Auflösung der Längs-

1) Vöchting, H., Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892 vgl. Taf. 11, Fig. 22—36.

2) Vöchting, H., a. a. O. 1892, Taf. 10, Fig. 10.

3) Küster, E., a. a. O. 1925, S. 92.

wände. Analoge Zellenpaare können noch in anderer Weise miteinander verschmelzen, derart, daß das mittlere Stück ihrer Längswand aufgelöst wird. Eine Vorstellung von der Mannigfaltigkeit der Fusionsmöglichkeiten mögen die in Fig. 10 dargestellten Bilder geben. Diese Tracheidenringe haben entwicklungsgeschichtlich weitgehende Ähnlichkeit

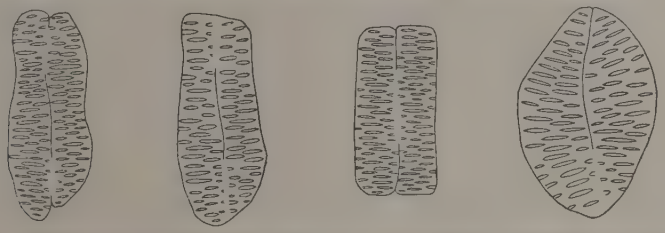


Fig. 10. Verschiedene Fusionsmöglichkeiten von Tracheidenpaarlingen (vgl. Text).

mit den Spaltöffnungen der Laubmoossporogone, wie sie Haberlandt[1]) beschreibt. Daß eine und dieselbe Tracheide sowohl an ihrer Quer- wie an ihrer Längswand mit anderen Tracheiden fusionieren kann, zeigt Fig. 11: die beiden oberen Tracheiden sind untereinander durch Fusion der Längswand und mit der schräg darunterliegenden Zelle durch Querwandfusion verbunden. Liegen zahlreiche Tracheiden mit ihren Längswänden zu Strängen vereinigt, die in der Richtung des Radius des betreffenden Organs streichen (s. o. S. 215), so können aus diesen Zellenreihen eigenartige Gefäße werden, die sich durch höchst unregelmäßige, zackige Umrisse von den normalen, regelmäßig zylindrisch gestalteten unterscheiden und überdies noch dadurch, daß der Wasserstrom, der durch die in die Längswände der Tracheiden gelösten Löcher sich bewegt, nicht den kürzesten Weg zurücklegt, der bei der jeweils vorliegenden Tracheidengruppierung möglich wäre, sondern allerhand Umwege und Zickzackbahnen macht, wie Fig. 12 es andeutet: mit punktierter Linie ist der kürzeste Weg angedeutet, der dem Wasserstrom sich erschließen würde, wenn die Fusion der Längswände an den diesem „Zwecke" entsprechenden Stellen stattfände; als zusammenhängende Linie ist der Verlauf des Weges eingetragen, den das Wasser tatsächlich nehmen muß, weil die Fusionsstellen bald dem oberen, bald dem unteren Ende der Zelle in anscheinend gesetzloser Folge genähert sind.

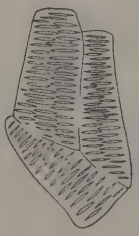


Fig. 11. Tracheide, die an Längs- und Querwand mit anderen Tracheiden fusioniert ist (vgl. Text).

1) Haberlandt, G., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose (Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, Bd. 17, S. 461 ff.).

Die hier beschriebenen Tracheidenringe scheinen formal und entwicklungsgeschichtlich den von Vöchting[1]) zuerst untersuchten, von vielen späteren Autoren[2]) diskutierten Knäuel- und Wirbelbildungen vergleichbar zu sein. Wir finden im Mittelpunkt dieser Wirbel Zellen, deren Form durchaus der soeben hier beschriebenen gleicht. Daß bei den Holzknäueln der genannten Autoren die prosenchymatischen Elemente mit ihren Spitzen sich untereinander schieben, und die Zellenenden sich gegenseitig überlagern, während bei den von Vöchting[3]), Küster[4]) und mir beobachteten mehrzelligen Ringen die Zellengrenzen ungefähr in der Richtung des Radius des ganzen Systems verlaufen, halte ich nicht für einen Unterschied von grundsätzlicher Bedeutung und glaube vielmehr, daß die in den Knäueln gefundenen Formen sich

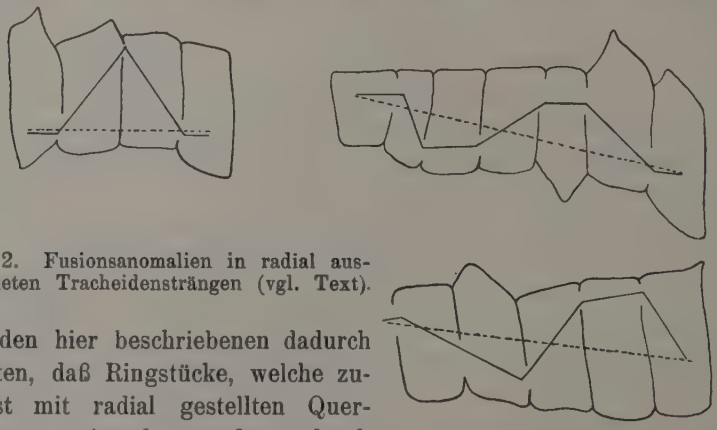


Fig. 12. Fusionsanomalien in radial ausgebildeten Tracheidensträngen (vgl. Text).

von den hier beschriebenen dadurch ableiten, daß Ringstücke, welche zunächst mit radial gestellten Querwänden aneinander stoßen, durch gleitendes Wachstum ihrer Zellenenden jene andere Form des Zellenverbandes zustandekommen lassen. Es mag an dieser Stelle genügen, auf die formalen Übereinstimmungen hinzuweisen; das nächste Kapitel wird Gelegenheit geben, im Sinne der Entwicklungsmechanik und Zellenphysiologie auf sie zurückzukommen.

Holzkerne von knäuelartigem Aufbau hat Küster[4]) im Kallus von Pappelstecklingen und anderen gefunden; ebensolche Knäuel treten bei Taraxacum auf.

---

1) Vöchting, H., a. a. O. 1892, Taf. 11, Fig. 3.

2) Neeff, Fr., Über polares Wachstum von Pflanzenzellen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1922, Bd. 61, Fig. 44, 45, 49, 50). Mäule, C., a. a. O. 1896, Taf. 2, Fig. 6.

3) Vöchting, H., a. a. O. 1892, Taf. 10, Fig. 10.

4) Küster, E., a. a. O. 1925, S. 92.

2. Entwicklungsmechanischer Teil.

Welche Bedingungen erfüllt sein müssen, damit in einem noch undifferenzierten Zellenmaterial bestimmte Gewebeformen entstehen, ist eine Frage, die bereits eine Reihe von Forschern beschäftigt hat, ohne daß ihre Bemühungen durch eindeutige Ergebnisse belohnt worden wären. Namentlich Simon[1]) hat diesen Problemen seine Aufmerksamkeit geschenkt. Zu seinen Untersuchungen diente ihm vornehmlich der Kallus von Populus nigra und P. canadensis. Er ermittelte zunächst die Differenzierungsmöglichkeiten, die einem Kallusgewebe offen stehen. Bei einer bestimmten Größe des Kallus setzen die ersten Differenzierungsvorgänge in ihm ein; einige Zellen des Kallus bilden sich unmittelbar zu Tracheiden um, andere zu sklerenchymatischen Elementen. Weiter spricht Simon von dem Auftreten eines epidermisartigen Hautgewebes und der Ausbildung von Sproßanlagen.

Wichtig für unsere nachfolgenden Betrachtungen ist die Frage nach der Abhängigkeit dieser Vorgänge von bestimmten inneren und äußeren Faktoren.

Von inneren Faktoren, die auf die Gestaltung des Kallus von Einfluß sind, ist an erster Stelle die Wirkung der Polarität zu nennen. Durch viele an verschiedenen Objekten angestellte Versuche ist erwiesen, daß gewöhnlich der Sproßpol stärkeren Kallus entwickelt als der Wurzelpol; doch fehlt es nicht an Objekten, bei denen der Wurzelpol einen stärkeren Kallus aufweist als der Sproßpol, wie Küster[2]) an einer Reihe von Objekten nachgewiesen hat. Ähnliche Unterschiede im Verhalten der beiden Pole bei der Kallusbildung sind auch für die Wurzeln verschiedener Arten bekannt.

Diesem Einfluß der Polarität auf Wachstumsintensität und Größenentwicklung der Kalli entspricht die Beschleunigung und Intensität der in ihnen sich abspielenden Gewebedifferenzierungsvorgänge, zumal der Leitbündelbildung. Simon[3]) beobachtete an seinem Objekt, daß zunächst der Wurzelpol stärker reagiert als der Sproßpol, bis später dieser den ersteren überholt.

Von äußeren Faktoren hat vor allem die Luftfeuchtigkeit bestimmenden Einfluß auf die Differenzierungsvorgänge im Kallus. Simon[3]) kommt zu dem Ergebnis, daß bei 90—94% Luftfeuchtigkeit der Höhepunkt der Tracheidenausbildung liegt. Ein Kallus, der bei diesem Grade

1) Simon, S., a. a. O. 1908, S. 376.
2) Küster, E., a. a. O. 1925, S. 99, 100.
3) Simon, S., a. a. O. 1908, S. 376.

der Luftfeuchtigkeit gewachsen ist, zeigt im Innern einen reich verzweigten Tracheidenstrang und außerdem in größerer Menge einzelne Tracheiden und Gruppen von solchen. Bei 85% erlischt die Tracheidenausbildung fast ganz, bis bei 65—70% wieder Differenzierung eintritt, bei der nun aber vorwiegend sklerenchymatische Elemente entstehen. Licht war wirkungslos. Behandlung mit Ätherdämpfen blieb ohne Einfluß auf die Vorgänge der Gewebedifferenzierung.

Es ist weiterhin geprüft worden, welche Faktoren den Ort bestimmen oder beeinflussen, an welchem eine bestimmte Gewebeform in undifferenziertem Zellenmaterial, wie dem Kallus u. a. entsteht. Insbesondere hat man sich gegenüber den trachealen Elementen gefragt, welche Faktoren die Entstehung zusammenhängender Stränge und die Richtung ihres Verlaufes bestimmen oder wenigstens beeinflussen.

Wie die Wirkung der Polarität die Ausbildung und Lage der Tracheiden im Kallusgewebe beeinflußt, ist wiederum von Simon[1]) näher untersucht worden. Er stellt fest, daß sich die Kallusgewebe des Sproß- und Wurzelpols hinsichtlich der Ausbildung und Verteilung der Tracheiden scharf voneinander unterscheiden, und spricht in der Ausbildung des Kallus von zwei Gruppen von Wachstumsvorgängen: Die erste umfaßt die Bildung der parenchymatischen Kalluszellen und die Entstehung der Zellarten, die ohne Vermittelung eines Meristems aus ihnen hervorgehen, — die zweite die durch Vermittelung von Folgemeristemen eingeleiteten Bildungsprozesse. Die am Wurzel- und Sproßpol entstehenden Kalli von Populus unterscheiden sich nun insofern grundsätzlich voneinander, als am Sproßpol die Wachstumsvorgänge der ersten Gruppe, am Wurzelpol die der zweiten verwirklicht sind. Im einzelnen geht die Differenzierung im Sproßkallus so vor sich, daß im jungen Kallus Tracheiden, regellos im Gewebe zerstreut liegend, unmittelbar aus parenchymatischen Kalluszellen gebildet werden. Sobald Sproßanlagen entstehen, werden lange Tracheidenstränge sichtbar, die sich verzweigen können und eine Verbindung der regellos verstreut liegenden Tracheidengruppen bewirken. Erst dann treten in der Nähe dieser Gefäßstränge Meristeme auf, die ihrerseits Tracheiden bilden.

Anders verläuft die Ausdifferenzierung im basalen Kallus. Hier tritt sehr viel früher als im apikalen ein Meristem auf, das sich an das Kambium des Stecklings anschließt. Es beginnt bald auf seiner Innenseite verschiedene Elemente des Holzkörpers zu bilden, so daß

1) Simon, S., a. a. O. 1908, S. 376.

eine kompakte Holzmasse entsteht. Nach außen werden Wurzelanlagen gebildet. —

Die an Taraxacumwurzeln angestellten Untersuchungen, mit welchen ich Beiträge zur Entwicklungsmechanik der trachealen Elemente in der Rinde zu liefern versucht habe, sehen von dem Studium der Einwirkung äußerer Bedingungen ab und widmen sich hauptsächlich dem der inneren, d. h. derjenigen, die im Organismus selbst verwirklicht sind und durch seine Tätigkeit zustande kommen.

Wurzelstümpfe oder beiderseits gestutzte Wurzeln von Taraxacum oder Wurzeln, die durch irgendwelche Längsschnitte verwundet sind, bieten in doppelter Form Gelegenheit zum Studium der anomalen Tracheidenbildung: Entweder es entsteht an den Wundflächen ein mehr oder minder ansehnlicher Kallus, von dessen Zellen die einen oder anderen in derselben Weise zu Tracheiden werden, wie es namentlich Küster und Simon für den Kallus der Populusstecklinge beschrieben haben, oder wir sehen aus Zellen des Dauergewebes unmittelbar, d. h. ohne Vermittelung eines Kambiums Tracheiden hervorgehen (s. S. 213) — dieser Entwicklungsmodus entspricht dem, was Simon[1]) für Iresine und die in ihrem Mark sich abspielenden Differenzierungsprozesse beschrieben hat, — oder die zum Teil wohl soeben erst nach der Verwundung aus dem normalen Kambium hervorgegangenen Zellen differenzieren sich (innerhalb oder außerhalb der Kambiumringlinie) zu mehr oder weniger anomal gebauten Tracheiden.

Es soll in den folgenden Zeilen zunächst kurz von den im Kallusgewebe beobachteten Tracheiden, später von den in der Rinde sich abspielenden berichtet werden.

Jeder Taraxacumwurzelsteckling, den man auf feuchtem Sand sich selbst überläßt, zeigt schon nach wenigen Tagen Kalluswucherungen, die in einigen Wochen zu ansehnlich großen Polstern heranwachsen und grüne Regenerate aus sich hervorsprießen lassen. Schon im äußeren Aussehen der Kalli ist eine Wirkung der Polarität zu konstatieren in dem Sinne, daß der Sproßpol in der Kallusbildung dem Wurzelpol voraneilt. Am Sproßpol kommt es nach kurzer Zeit zur Bildung von Sprossen, während am Wurzelpolkallus Wurzeln entstehen. Doch sind auch Fälle bekannt, in denen die Polarität bei Taraxacum sich nicht so deutlich auswirkt, indem gelegentlich auch der Wurzelpol Sprosse bildet. So konnte Wiesner[2]) an 5—6 cm langen Wurzelstecklingen in zwei

1) Simon, S., a. a. O. 1908, S. 364.
2) Wiesner, J., a. a. O. 1892, S. 112, Anm.

Fällen unter vielen an beiden Schnittflächen vollständig entwickelte Sprosse entstehen sehen. Gleiches beobachtete auch Küster[1]). Rechinger[2]) beschreibt gelegentliches Ergrünen des Wurzelpolkallus, aber ohne Sproßbildung zu erwähnen. In einem Falle unter sehr vielen konnte auch ich an beiden Polen eines Wurzelstecklings Sproßbildung beobachten. Von den an den beiden Polen entstandenen Sprossen war der des Sproßpoles erheblich kräftiger als der des Wurzelpols.

Wie in der äußeren Form, so unterscheiden sich die am Wurzel- und Sproßpol entstehenden Kalli von Taraxacum auch in ihrer inneren Struktur. Längsschnitte durch einen Sproßkallus lassen zahlreiche Vegetationspunkte erkennen, in die ein oder mehrere Tracheidenstränge verlaufen, die ihren Anschluß an die alten Xylemelemente des Stecklings finden. Die Bilder stimmen mit denjenigen überein, die Simon für den Sproßkallus von Populus angibt.

Ganz anders sieht der Längsschnitt eines Wurzelpolkallus aus. In diesem finden wir nahe der Oberfläche mehrere dichte Knäuel von Tracheiden, die zunächst völlig isoliert im Kallusgewebe liegen, später durch Tracheidenstränge miteinander in Verbindung treten können.

Daß die Tracheiden, aus denen sich die Knäuel aufbauen, durch Umwandlung je einer Kalluszelle entstanden sind, ist leicht festzustellen. In ihrer inneren Struktur zeigen auch sonst die von Simon an Populusstecklingen beobachteten Kalli mit den von Taraxacum mancherlei grundsätzliche Übereinstimmungen, wenn auch die Intensität der Kallusbildung bei Populus sehr viel größer ist als bei Taraxacum. —

Vöchting[3]) hat bei seinen an Betawurzeln vorgenommenen Untersuchungen außer einer Sproß-Wurzelpolarität noch eine Mark-Rindenpolarität für seine Objekte in Anspruch genommen. Er fand bei seinen Pfropfungsversuchen, in denen das Gewebestück in abnormer Lage wieder eingesetzt wurde, daß Störungen in der Verwachsung der beiden Teile eintraten, die bei normaler Pfropfung nicht beobachtet wurden. Wenn er ein würfelförmiges Stück aus der Wurzel heraushob und es nach Drehung um seine Längsachse um 180°, so daß die Innenseite nach außen und die Außenseite nach innen gerichtet war, wieder einsetzte, fand Verwachsung nur unvollkommen statt. An der nach außen gerichteten Längshälfte des eingesetzten Würfels tritt keine Verwachsung ein; seine nach innen gekehrte Außenfläche verwächst

1) Küster, E., Regenerationserscheinungen an Bakteriengallen (Flora 1926, Bd. **20**, S. 179).

2) Rechinger, C., a. a. O. 1898, S. 301.

3) Vöchting, H., a. a. O. 1892. S. 155.

in der Regel nur sehr unvollkommen. Auch hinsichtlich des Leitbündelverlaufs in normal und anomal eingesetzten Gewebestücken findet Vöchting wesentliche Unterschiede. Bei radial invers eingesetzten Gewebestücken beschreibt der Gefäßstrang „eine Torsion von 180°, seine Verlängerungen oben und unten sind also", was ihre Xylem- und Phloemflanken betrifft, „den Substraten nach orientiert". Da, wie Vöchting argumentiert, die Eigenschaften eines Gewebekomplexes nur die Summe der Eigenschaften der einzelnen Zellen sind, ist nach ihm jede lebende Zelle sowohl in longitudinaler als auch in radialer Richtung polar gebaut.

Finden sich auch bei Taraxacumwurzeln Erscheinungen, die als Wirkung einer Mark-Rindenpolarität anzusprechen sind?

Radiale Längsschnitte, die etwa 14 Tage auf Kohle in feuchter Atmosphäre kultiviert worden waren, zeigten reichlich Kallusbildung. In den Kallis lagen dichte Tracheidenknäuel, von denen Tracheidenstränge longitudinal durch die ganze Länge des Schnittes verliefen. Was die Lage des Stranges betrifft, so entwickelte er sich stets am inneren Rande, d. h. im jüngsten Rindengewebe. Waren mehrere solcher Tracheidenknäuel ausgebildet, so hatte stets nur der innerste, d. h. den jüngsten Rindenschichten am nächsten liegende Knäuel einen Strang von Tracheiden entsandt. Zweierlei Erklärungsmöglichkeiten scheinen für die Untätigkeit der übrigen Knäuel in Betracht zu kommen. Entweder nur die jüngsten Rindenzellen sind noch zu einer Umwandlung in Tracheiden befähigt, oder aus Gründen korrelativer Einwirkung werden die innersten Gewebelagen hinsichtlich der Strangausbildung vor den weiter nach außen liegenden bevorzugt. Folgende Versuchsanstellung schien eine Lösung der Frage zu versprechen. Radiale Längsschnitte wurden in longitudinaler Richtung in zwei etwa gleich große Längshälften zerlegt und beide Schnitthälften nebeneinander gleichen Bedingungen ausgesetzt. Nach etwa 14tägiger Kultur ergab sich, daß sowohl die inneren, wie die äußeren Spalthälften reichlich Kallus gebildet hatten. In den inneren Stücken war von dem Tracheidenknäuel im Kallus ein Strang von Tracheiden ebenso ausgebildet worden wie in den ungeteilten Rindenlängsschnitten; aber auch in dem äußeren Spaltstück ging von dem jeweils innersten Tracheidenknäuel ein Strang von Tracheiden aus. Es sind also nicht nur die innersten, jüngsten Rindenschichten zur Tracheidenbildung befähigt, sondern auch die weiter nach außen liegenden. Wie an Stücken von Weidensprossen die jeweils zum basalen Pol gewordenen Anteile hinsichtlich der Wurzelbildung bevorzugt werden, so sind in unserem Falle die jeweils am weitesten nach

innen gelegenen Rindenschichten diejenigen, in welchen die Tracheidenbildung gefördert wird. Ob solche Befunde bereits ausreichen, um eine Mark-Rindenpolarität auch nur wahrscheinlich zu machen, oder ob die Annahme, daß die jeweils jüngsten Anteile eines Rindenschnittes am leichtesten Tracheiden liefern und aus Gründen korrelativer Beziehung die Beteiligung älterer Rindenschichten an der Tracheidenbildung hemmen können, bereits eine ausreichende Erklärung der beobachteten Erscheinungen gibt, mag dahin gestellt bleiben.

Auf Fragen der Polarität in bezug auf die einzelne Zelle einzugehen, veranlassen uns die im Wurzelrindengewebe entstehenden Tracheidenstränge auch durch gewisse formale Einzelheiten, die oben besprochen worden sind: ich meine die ring- und knäuelartigen Gruppen von Tracheiden, wie sie in Fig. 5—9 dargestellt sind. Diese erinnern im hohen Maße an jene anomalen Zellengruppen, deren Entstehung namentlich Vöchting[1]) und Neeff[2]) im Sinne der Polaritätslehre gedeutet haben. Beide genannten Autoren haben es sich angelegen sein lassen, jene Zellenformen und Zellengruppen, die so auffällig von der normalen Struktur der Leitbündelgewebe sich unterscheiden, auf die Wirkungen der Zellenpolarität und auf die irgendwelcher Störungen in der polaren Anordnung der Zellen zurückzuführen. Die von Vöchting vertretene Lehre hat nicht überall Zustimmung gefunden: in seiner Besprechung der Knäuelbildungen lehnt Küster[3]) es ab, Störungen in der normalen Orientierung der Zellenpole für die Entstehung halbkreisförmig gewundener Zellen oder wirbelartig zusammengefügter Elemente verantwortlich zu machen. Auf den Widerspruch, der diese und jene Auffassung voneinander trennt, hinzuweisen, liegt an dieser Stelle deswegen Veranlassung vor, weil die von mir beobachteten Zellenformen, Zellenringe und Wirbelbildungen zwar formal den von Vöchting und anderen gegebenen Bildern durchaus nahestehen dürften und doch in einem Organ oder in einem Gewebekomplex entstehen, dessen Entwicklungsgeschichte klar genug zu überblicken ist, um feststellen zu können, daß in ihm von einer gewaltsamen Störung der polaren Zellenordnung nicht die Rede sein kann. —

Vöchting beobachtete die von mir erwähnten Zellenformen und Zellenringe stets da, wo bei invers transplantierten Geweben nach

1) Vöchting, H., a. a. O. 1892, Taf. 11, Fig. 22—36.

2) Neeff, Fr., Über polares Wachstum der Pflanzenzellen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1922, Bd. **61**, S. 205). Ders., Über Zellumlagerung (Zeitschr. f. Bot. 1914, Bd. **6**, S. 465).

3) Küster, E., a. a. O. 1925, S. 425 ff.

seiner Lehre Zellen mit gleichnamigen Polen aufeinander treffen mußten. Nach Vöchtings Annahme stoßen sich solche ab: in diesem Sinne erklärt er den Befund, daß die Zellen an ihren Enden umbiegen, wenn sie mit gleichnamigen Polen aufeinander stoßen. Bei invers eingesetzten Gewebestücken tritt nach Vöchting[1]) eine Verbindung der Gefäßbündel zwischen dem „Mutterboden" und dem „Einschluß" ein. „Niemals aber wurde wahrgenommen, daß ein Strang direkt übertrat, vielmehr ging die Sache immer so vor sich, daß die von oben und unten der Verwachsungsfläche sich nähernden Bündel vor dieser sich im Bogen krümmten, bis sie etwa horizontale Richtung hatten. Zwischen ihnen wurden die Verwachsungsfläche durchschneidende Verbindungsstränge beobachtet, deren Verlauf, soweit sich sicher feststellen ließ, stets die Annahme nahe legte, daß die Verbindung im Sinne der Polarität der Bündel geschehe." In manchen Fällen haben diese in der Verwachsungszone auftretenden Verbindungsstränge die Gestalt von Ellipsen und Ringen[2]).

Auf mein Objekt können die bei Vöchtings Material vorliegenden Verhältnisse und die von Vöchting vorgetragene Erklärung keine Anwendung finden, da, wie schon früher erwähnt, auch im normal entwickelten Kallus von Taraxacum dieselben anomalen Tracheidenbildungen auftreten, ohne daß von einer Störung der normalen polaren Zellenanordnung die Rede sein könnte.

Ähnliche knäuelartige Zellenbildungen wie sie Vöchting bei invers transplantierten Gewebestücken beobachtete, beschreibt Mäule[3]) für das Wundholz in Unabhängigkeit von irgendwelchen Transplantationen. Er glaubt trotzdem, „daß auch die Störungen im Faserverlauf des Wundholzes nichts anderes als ein Ausdruck der Polarität der Zellen seien", und versucht die anomalen Bildungen mit Vöchtings Lehre zu erklären. Er geht von der Annahme aus, daß die Entwicklung der Fasern im Wundholz eine ungleiche ist insofern, als einige sich früher ausbilden als andere. Bei ihrem Bestreben sich zu strecken, stoßen die Fasern an den Rand des Kallus und sind gezwungen umzubiegen, da der Kallus nach unten abgeschlossen ist. Wenn man eine zeitlich ungleiche Entwicklung der Fasern annimmt, so kann leicht der Fall eintreten, daß eine Faser, nachdem sie am Rande des Kallus umgebogen ist, bei ihrem weiteren horizontalen Wachstum auf eine andere Faser

1) Vöchting, H., a. a. O. 1892, S. 123.

2) Man vergleiche hierzu Vöchting, H., Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892, S. 123, 124, Taf. 8, Fig. 11, 12, 14, 16, 17.

3) Mäule, C., a. a. O. 1895, S. 8.

stößt, die in ihrem Längenwachstum gerade bis an den Rand des Kallus vorgedrungen ist; da sich alsdann gleichnamige Pole begegnen, stoßen sie sich ab, und die Folge ist, daß sie Verbiegungen in verschiedener Richtung erfahren. Indem derselbe Vorgang sich bei mehreren Fasern abspielt, kommen nach Mäule ähnliche Bildungen zustande, wie sie für Vöchtings Transplantationsversuche kennzeichnend sind.

Das von Mäule studierte Objekt gleicht dem meinigen darin, daß auch bei ihm ohne vorangegangene Transplantation knäuelartige Bildungen zustande kommen. Ich glaube aber die von ihm entwickelte Erklärung auf mein Objekt nicht anwenden zu können. Zum Unterschiede von dem hinsichtlich seiner Differenzierungsvorgänge sehr komplizierten Wundholz ist mein Objekt — Kalli von Taraxacumwurzeln — sehr einfach gebaut, und die Differenzierungsvorgänge liegen in ihm klar zutage. Die Hilfshypothese einer in ihrem zeitlichen Ablauf gestörten Faserentwicklung ist für das Rindengewebe von Taraxacum nicht anwendbar.

Küster[1]) diskutiert die Möglichkeit, daß mechanische Faktoren die Zellen veranlassen könnten, zu allerhand gekrümmten und verzweigten Mißformen auszuwachsen. Auch diese Erklärung hilft im vorliegenden Falle nicht vorwärts; denn bei diesem liegt keine Veranlassung vor, für die inmitten eines weichen saftigen Rindengewebes liegenden Tracheidenmonstra die gestaltende Wirkung anomaler Zug- und Druckspannungen vorauszusetzen, wie sie aus abnorm beengten Raumverhältnissen sich herleiten könnten.

Welche Faktoren in unserm Objekt wirksam waren, bleibt unklar. Wir werden zu der Vermutung geführt, daß innere Bedingungen unbekannter Art das Maßgebende sind, und daß diese überdies nur an engbegrenzten Anteilen eines Rindenzylinders sich zur Geltung bringen können. Wir sehen nämlich, daß an einem Wurzelstück unmittelbar neben normal gebauten Tracheidensträngen, welche aus schlanken, prismatischen oder zylindrischen Stücken von normaler Länge bestehen, sich andere Stränge finden, deren Anteile hie und da ein erhebliches Breitenwachstum erfahren, und deren Spitzen in gleitendem Wachstum höchst unregelmäßig nach allen Richtungen des Raumes zwischen die Nachbarzellen sich vorgeschoben haben; daneben erscheinen Tracheidengruppen, welche überhaupt keine Strangbildung zustande bringen, sondern ringförmig oder anders gestaltet sind und aus zwei, drei, vier oder wenig mehr Zellen bestehen und allseits von zartwandigem Ge-

1) Küster, E., a. a. O. 1925, S. 425 ff.

webe umgeben bleiben. Davon, daß Einflüsse, welche von den inneren Gewebeanteilen der Wurzel oder von den peripherisch liegenden ausgehen und richtend auf die Orientierung der sichel- oder ringförmigen Tracheiden oder der ringförmigen Tracheidengruppen wirken könnten, ist nichts zu beobachten: ich sah auf radialen Längsschnitten die sichelförmigen Tracheiden ihre Konkavität bald nach innen, bald nach außen wenden, und die Ebene der Tracheidenringe lag wohl ebenso oft in der Richtung des Wurzelradius wie schief oder rechtwinklig zu diesem.

Weiteres Material zur Beleuchtung der von Vöchting und anderen Autoren behandelten Fragen der Zellenpolarität und ihre Wirkungen auf Wachstums- und Gestaltungsvorgänge einzelner Zellen glaube ich in den Vorgängen der Fusion zu finden, die hie und da in normalen Tracheidensträngen und Gruppen anderer Art sich abspielen. In den von mir in Fig. 10 wiedergegebenen Bildern sieht man, daß zwei nebeneinanderliegende Zellen oftmals mit gleichnamigen Polen fusionieren. Das widerspricht dem normalen Verhalten insofern, als normalerweise nicht Längswände, sondern Querwände der Lösung anheimfallen, und zwar der Art, daß — um der Vöchtingschen Terminologie zu folgen — Pole mit entgegengesetzten Vorzeichen miteinander sich verbinden. Durch die beschriebenen anomalen Fusionen werden aus zwei selbständigen Tracheiden die beschriebenen Tracheidenringe. Ebenso wie die Mißformen einzelner Tracheiden sah ich auch diese ringförmig fusionierten Tracheidenpaarlinge ebenso wie viele andere Fusionsanomalien in einem Gewebe auftreten, dessen Entwicklungsvergangenheit nichts von gewaltsamen Verlagerungen der Zellenpole und Zellenachsen annehmen ließ. Auch in radial verlaufenden Strängen, die zwei longitudinal verlaufende Xylemstränge als Brücke verbinden, konnte ich ebensolche Fusionen gleichnamiger Pole beobachten. Radial streichende Tracheidenbrücken derselben Art beschreibt auch Vöchting[1]) für seine Pfropfungsversuche; in einer solchen Brücke findet nach ihm die Stoffbewegung „senkrecht zur Richtung der Polarität ihrer einzelnen Glieder statt, ein Verhältnis, das man wohl im Auge zu behalten hätte". Von einer Fusion der Längswände, wie ich sie beobachtete (Fig. 12), erwähnt Vöchting nichts. Man könnte die oben (S. 222) veranschaulichte Zickzackbewegung des Wasserstromes vielleicht vermutungsweise darauf zurückführen, daß eine noch wirksam gebliebene Längspolarität der

1) Vöchting, H., Über Transplantation am Pflanzenkörper, Tübingen 1892. S. 152.

nebeneinanderliegenden Zellen auf die Ausbildung von Fusionsstellen hin wirkt, welche den Enden der Zellenlängsachse genähert liegen. Eine solche Wirkung der Polarität auf die Lokalisation der Fusionsvorgänge vorauszusetzen, scheint aber schwer angängig, da neben Zickzacklinien, auch nahezu ungebrochene, durch eine Reihe von Zellen gradlinig verlaufende Stromrichtungslinien sich nachweisen lassen, und da Zellen, deren Längswände in ihrer Mitte eine Resorption erfahren, ebenso häufig sind wie diejenigen, bei welchen wir die Enden der Zellen in diesem Sinne bevorzugt sehen.

Zusammenfassend darf ich sagen, daß die in Rede stehenden Form- und Fusionsanomalien der Tracheiden keine positiven und der Vöchtingschen Lehre zustimmenden Aufschlüsse über Fragen der Polarität zu geben imstande sind; sie mehren dagegen die Zahl derjenigen Befunde, an welchen ring- oder knäuelartige Bildungen auftreten, ohne daß in dem sie umgebenden Gewebesubstrat etwas von einer Störung in der Orientierung der Zellenpolarität zu erweisen wäre, wie sie von Vöchting und Neeff in Anspruch genommen wird. —

Daß im normalen Verlauf der Histogenese eines Organs früh entstandene Gewebeformen ihre Nachbarschaft beeinflussen können, derart, daß in ihrer unmittelbaren Nähe bestimmte Prozesse sich anders abspielen als dort, wo jene wirksamen Gewebeformen fehlen oder allzu weit abliegen, läßt sich aus zahlreichen Befunden der normalen Anatomie erschließen; wir sehen, daß z. B. die unmittelbare Nachbarschaft von Haaren oder Schließzellen besondere histologische Eigentümlichkeiten annimmt, oder daß in der Nähe von Leitbündeln oder Gefäßen andere histogenetische Prozesse sich abspielen als in größerem Abstand von ihnen [1]).

Auch in der pathologischen Pflanzenanatomie spielen derartige Korrelationen, die zwischen bestimmten Gewebeformen sich auswirken, zweifellos eine große Rolle. Wir werden durch vergleichende histologische Betrachtungen festzustellen haben, welche pathologisch-histogenetischen Prozesse vorzugsweise an bestimmten Orten sich abspielen, die durch die Nähe und die Wirksamkeit bestimmter Gewebeformen gekennzeichnet werden, und werden aus gesetzmäßig sich wiederholenden räumlichen Beziehungen auf kausale schließen dürfen, — oder wir werden durch experimentelle Eingriffe die Wirkung bestimmter Gewebeformen auf ein künstlich ihnen nahe gebrachtes Gewebesubstrat zu

1) Küster, E., Botanische Betrachtungen über Gewebekorrelationen (Biol. Zentralbl. 1923, Bd. **43**, S. 301). Ders., Über die Zeichnungen der Blätter und Blüten (Fortschr. d. naturwiss. Forschung, 1926, Bd. **12**, Heft 2, S. 84).

prüfen versuchen. In der Entwicklungsmechanik der Tiere hat diese Methode — es wäre an die den Linsenregenerationsfragen und vielen anderen Transplantationsversuchen gewidmeten Arbeiten zu erinnern — bereits hervorragende Ergebnisse gezeitigt: botanischerseits hat namentlich Haberlandt[1]) entsprechender Methoden sich bedient, indem er feststellte, daß Zellen von Gewebeschnitten, welche Leitbündel oder wenigstens kleine Fragmente von solchen enthalten, zu Teilungen befähigt sind, während diejenigen, welche ohne Leitbündelreste geblieben sind, keine Zellenteilungen erfahren (Versuche mit Kartoffelknollen, Blättern von Sedum spectabile, Knollen von Brassica oleracea var. gongylodes usw.); derselbe Forscher zeigte ferner, daß auch Gewebeschnitte, die selber keine Leitbündel enthalten, an den Wirkungen der letzteren teilnehmen, wenn sie auf leitbündelhaltige Anteile transplantiert werden.

Beobachtungen an verwundeten Taraxacumwurzeln, welche in Kallus und Rinde Tracheiden entwickelten, führten zu der Annahme, daß der Ort, an welchem neue Tracheiden entstehen, in vielen Fällen von der Lage bestimmter normaler Gewebeanteile der Taraxacumwurzeln abhängig ist.

Auf diese Beziehungen wird im folgenden einzugehen sein, indem wir einige aufschlußreiche, in Wurzeln gefundene Gewebestrukturen schildern, sowie den Erfolg experimenteller Eingriffe in die normale Lagerung derjenigen Gewebeformen, die wir für wirksam halten zu sollen glaubten.

In Rindenstücken von Taraxacum, die in feuchter Atmosphäre kultiviert wurden, sah ich nach etwa 14 Tagen neue Tracheiden im Rindengewebe ausgebildet, die in ihrer Lage eine unverkennbare Beziehung zu den Milchröhren zeigten, derart, daß die neuen Tracheiden in nächster Nähe der letzteren lagen, und die zu konzentrischen Ringen geordneten Milchröhrengruppen von Tracheiden begleitet wurden. In manchen Präparaten waren nur am innersten Milchröhrenring Tracheiden ausgebildet, bei anderen konnte auch der zweite und dritte von Tracheiden begleitet sein. Niemals fand ich die anomalen Tracheiden mitten zwischen zwei Milchröhrenzonen liegen. Fig. 13 zeigt die lokalisierende Wirkung der Milchröhren auf die Ausbildung von Tracheiden: die Milchröhrengruppen sind als schwarze Flecke wahrnehmbar, unter ihnen die neu ausgebildeten Tracheiden. Längsschnitte von denselben Stücken ergaben

1) Haberlandt, G., Zur Physiologie der Zellteilung (Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin, 1913, XVI, S. 318; 1914, XLVI, S. 1096).

analoge Bildern; neben einem Milchröhrenstrang verlief ein solcher von neu ausgebildeten Tracheiden. In der Mehrzahl der Fälle lagen die Tracheiden nur an einer Seite der Milchröhrengruppen, bald an der inneren, bald an der äußeren. Daneben fanden sich andere, bei welchen die Milchröhrengruppen allseits von Tracheiden umgeben waren. Es zeigte sich, daß in den meisten Fällen in der Nähe der Milchröhren halbseitig ein neues Kambium entstanden war, das in normaler Orientierung nach innen Xylemelemente, in unserem Fall Tracheiden, produzierte. Diesen Kambien sind z. B. die aus der pharmakognostischen Literatur wohl-

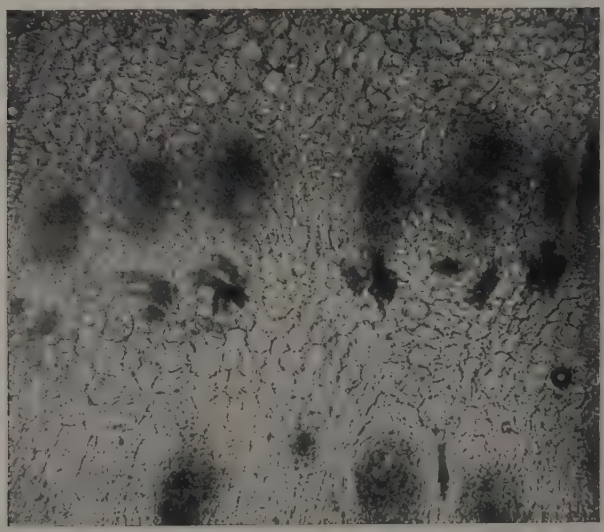


Fig. 13. Querschnitt durch ein Rindenstück. Die Milchröhren sind als dunkle Flecke, in ihrer nächsten Nähe sind Tracheidengruppen sichtbar (vgl. Text).

bekannten formal gut vergleichbar, die in den Knollen des Exogonium purga („Tubera Jalapae") auftreten: auch hier bilden sich um bestimmte Gewebeanteile, um die normalen Gefäße des parenchymreichen Holzes neben ringförmig geschlossenen oft auch bogen- und halbmondförmige Kambien, die sich in normaler Weise mit Bildung von Xylem und Phloem betätigen.

Alles bisher Gesagte bezieht sich auf Wurzelstücke, in welchen Xylem und Phloem und deren einzelne Gewebekomponenten in normalen Lagerungsverhältnissen vereinigt geblieben waren. Weitere Befunde beziehen sich auf dünne Wurzelscheiben, die ich dadurch gewann, daß ich Rinden von Taraxacum in radiale und tangentiale Längs-

schnitte zerlegte oder durch Taraxacumwurzeln oder Sektorstücke von solchen dünne Querschnitte legte. Es stellte sich heraus, daß solche Gewebeplatten sich nicht nur — wie wir schon früher hörten — beträchtlich lange am Leben erhalten lassen, sondern daß in ihnen die Rindenzellen auch noch zur Produktion von Tracheiden befähigt bleiben. Weiter unten wird hierauf noch eingehend zurückzukommen sein. An dieser Stelle ist nur zu bemerken, daß an den Gewebeschnitten — Quer- und Längsschnitten — niemals eine lokalisierende Wirkung der Milchröhren auf die Entstehung von Tracheiden sich wahrnehmen ließ: es entstanden zwar reichlich Tracheiden, aber der Ort ihrer Entstehung wurde offensichtlich von anderen Faktoren bestimmt als von den, welche in intakten Wurzeln die Milchröhren wirksam werden lassen.

Auf die Frage, welcher Art die Wirkungen sind, welche von den Milchröhren ausgehen und die Entstehung von Tracheiden oder tracheidenerzeugender Kambien veranlassen, kann nur mit Vermutungen geantwortet werden. Da die Milchröhren nicht nur Abbaustoffe enthalten, sondern auch Assimilationsprodukte, so wäre vorstellbar, daß die Umgebung der Milchröhren unter besonders guten Ernährungsbedingungen steht und infolgedessen zu besonderen histogenetischen Leistungen befähigt wird. Mit demselben Recht ließe sich zunächst freilich auch die Annahme verteidigen, daß die Milchröhren nicht durch ihren Reichtum an Baumaterial, sondern durch irgendwelche Stoffwechselprodukte wirken könnten, die als Reizstoffe ihre Nachbarschaft zur Tracheiden- und Kambiumbildung bringen. Schließlich wäre noch vorstellbar, daß die Milchröhren weniger durch die von ihnen ausgehenden Stoffe, als durch ihren Reichtum an Wasser wirksam wären.

Meine Beobachtungen geben mir keine Anhaltspunkte dafür, mit Entschiedenheit für die eine oder andere der hier genannten oder noch andere Möglichkeiten einzutreten. Doch möchte ich der Vermutung Ausdruck geben, daß die Milchröhren dadurch, daß sie auf weite Strecken hin absterben und Nekrosestoffe in sich entwickeln, vielleicht in ähnlichem Sinne für die histogenetische Wandlung ihrer Umgebung bedeutungsvoll werden können, wie tote Einschlüsse irgendeines Parenchyms, um die sich ein Wundkorkmeristem bildet. Daß nach Verwundung der Taraxacumwurzeln die Milchröhren auch da, wo ihre Umgebung noch durchweg aus lebenden Zellen besteht, schon tot sind, geht in sehr vielen Fällen bereits aus ihrer oben erwähnten Wundgummifüllung hervor; namentlich geben die durch Wurzelstümpfe gelegten Längsschnitte Aufschlüsse über die Verteilung lebender und toter Zellen: eine ansehnliche Zahl von Zellenschichten an der Schnittfläche pflegt zu

sterben; an der Grenze zwischen totem und lebendem Gewebe bildet sich eine deutliche Demarkationslinie, die nicht äquidistant zur Schnitt- und Wundfläche verläuft, sondern an den Milchröhrengruppen oft mit ausgesprochener Linienführung besonders tief in das lebende Gewebe vorspringt; die Milchröhren selbst aber sind noch eine ansehnliche Strecke weit über die Demarkationslinie hinaus mit Wundgummi erfüllt, also tot (Fig. 14).

Daß bei Wurzelscheibenversuchen die milchröhrenständige Anordnung der Tracheiden deswegen ausbleibt, weil ein großer Teil ihres Inhaltes verloren geht, halte ich nicht für wahrscheinlich; mehr dürfte die Annahme für sich haben, daß die energischen Wundreize, welche die Zerlegung der Rinde in dünne Gewebeplatten mit sich bringt, die zur Bildung milchröhrenständiger Tracheiden führenden Korrelationen irgendwie stört.

Fig. 14. Längsschnitt durch einen Wurzelstumpf. Die schraffierten Teile bezeichnen totes Gewebe. Die mit Wundgummi gefüllten Teile der Milchröhren sind schwarz ausgezogen (vgl. Text). — Schematisiert.

Eine Reihe weiterer Beobachtungen war der Frage zu widmen, ob das Xylem Einfluß auf die Bildung anomaler Tracheiden im Phloem hat. Wie schon oben erwähnt, gelang es Haberlandt durch Auflegen leitbündelhaltiger Gewebestücke auf leitbündelfreie diese zur Zellteilung anzuregen. Haberlandt[1]) macht als reizauslösenden Faktor die Hormone verantwortlich, die, wie er ausdrücklich betont, ihren Ausgang vom Phloem nehmen. Irgendwelchen vom Xylemteil ausgehenden Stoffen legt Haberlandt keine Bedeutung bei, da er an Schnitten von Sedum spectabile, die nur Xylemanteile enthielten, keine Zellteilung beobachten konnte.

Gleichwohl wäre es vorstellbar, daß auch vom Xylemgewebe Wirkungen auf die Nachbarschaft ausgehen könnten, die sich in irgendwelchen histogenetischen Veränderungen der benachbarten Zellen äußern, sei es, daß man hierfür die von den trachealen Elementen selbst ausgehenden Stoffe verantwortlich machen wollte, die vielleicht beim

1) Haberlandt, G., a. a. O. 1913, S. 318, 1914, S. 1096.

physiologischen Tode des plasmatischen Inhaltes junger Gefäße als „Nekrohormone“ auftreten, sei es, daß man in den lebendigen Anteilen des Xylems, wie sie gerade in Wurzeln von Taraxacum in Gestalt von Holzparenchymzellen reichlich genug vorhanden sind, den Ausgangspunkt hormonaler Wirkung suchen wollte. Von den Xylemanteilen, insbesondere von den Gefäßen, könnten aber auch Wirkungen ganz anderer Art ausgehen, die mit der von Haberlandt inaugurierten Betrachtungsweise nichts zu tun haben — ich meine die vom Wassergehalt trachealer Elemente abhängige Wirkung, auf die Simon[1]) bereits die Aufmerksamkeit gelenkt hat.

Für seine Untersuchungen benutzte Simon Achyranthes und Iresine, deren Sprosse er durchschnitt, und deren Teilstücke er so aufeinander pfropfte, daß das obere und das untere durch ein perforiertes Glimmerplättchen getrennt blieben. Die beiden Teile standen also nur an einer engumgrenzten Stelle miteinander in Berührung. Simon konnte nun feststellen, daß an dieser eine Verwachsung der beiden Teile und eine Verbindung der getrennten Leitbündel durch Ausbildung trachealer Stränge erfolgte. An diese Beobachtungen schließt er eine Analyse der Reize, die auf die Ausbildung und vor allem auf die Richtung der trachealen Stränge Einfluß haben können. Daß irgendwelche chemischen Stoffe es sind, die die Ausbildung der Tracheiden veranlassen und ihre Richtung bestimmen, hält Simon für wenig wahrscheinlich; vielmehr glaubt er, daß das gestörte Wasserverhältnis den maßgebenden Reiz abgibt. In dem oberen Stengelstück wird sich allmählich Mangel an Wasser fühlbar machen, während im unteren ein Überschuß an solchem herrscht. Das in den Gefäßen des unteren Sproßstückes geleitete Wasser wird in die benachbarten Zellen gepreßt und gelangt von diesen aus weiter, so daß ein Wassergefälle zustande kommt, das sich schließlich auch noch am basalen Bündelende bemerkbar macht. Diese ungleiche Wasserversorgung soll, wie Simon erwähnt, auf die Neubildung von Tracheiden insofern einen Reiz ausüben, als jedesmal die wasserreichste Zelle zur Tracheide wird. „So kommt es allmählich zur Ausbildung eines Tracheidenstranges, welcher sich dem Wassergefälle entgegen schiebt, bis die den größten Wassergehalt aufweisenden, dem apikalen Bündelende anliegenden Zellen erreicht sind. Es läge demnach hier eine Reizwirkung vor, welche mit den Tropismen, speziell dem Hydrotropismus zu vergleichen wäre.“

Zur Kritik der von Simon aufgestellten Theorie glaubte ich durch folgende Versuchsanstellung einen Beitrag geben zu können.

1) Simon, S., a. a. O. 1908, S. 364.

An Stecklingen von Taraxacum wurde der zentrale Xylemzylinder durchschnitten, durch ein dazwischen geschobenes Deckglas eine Verwachsung verhindert (Fig. 3). Ein Teil der so behandelten Stecklinge wurde in normaler Lage in Wasser gestellt, ein anderer invers, d. h. mit dem Sproßpol unten in Wasser eintauchend. In beiden Fällen wurde eine Verbindungsbrücke zwischen den getrennten Xylembündeln durch Tracheidenbildung in dem stehengebliebenen Rindenlappen gebildet. Wie auch Simon und Freundlich an ihren Objekten beobachteten, begann auch bei dem meinigen stets der Wurzelpol mit der Ausbildung des Verbindungsstranges. An hinreichend jungen Stadien konnte ich bereits eine mehr oder minder starke Reaktion des Wurzelpols konstatieren, wenn am Sproßpol zu derselben Zeit von einer Reaktion noch nichts zu erkennen war. Was nun die Wasserverteilung betrifft, so ist offenbar bei den normal eingesetzten Stecklingen der Sproßpol, d. h. der unmittelbar unter dem Einschnitt bloßliegende Anteil S wasserreich, der Wurzelpol, d. h. der ihm gegenüber jenseits der Wunde liegende Teil W mit Wasser schlechter versorgt. Es ist also ein Wassergefälle zu erwarten, das vom Sproß- zum Wurzelpol abnimmt, so daß der über dem Schnitte am Wurzelpol entstehende Tracheidenstrang sich dem Wassergefälle entgegenschiebt. Bei den invers eingesetzten Wurzelstücken aber ist das Wassergefälle umgekehrt, so daß, wenn die tracheale Verbindungsbrücke sich auch hier dem Wassergefälle entgegenschieben soll, der Sproßpol mit der Ausbildung der Tracheiden beginnen müßte. An allen invers eingesetzten Stecklingen konnte ich aber beobachten, daß auch an ihnen die Verbindungsbrücke stets vom Wurzelpol ausgeht, so daß bei den invers aufgestellten Versuchen der Tracheidenstrang nicht entgegen, sondern mit dem Wassergefälle ausgebildet wird. Auch in Versuchen, in welchen ich an beiden Polen des Wurzelstecklings für gleichmäßige Wasserzuführung sorgte, indem ich durch Wattedochte die Schnittflächen dauernd mit Wasser benetzt erhielt, so daß sich annehmen ließ, daß in der Rindenbrücke von zwei Seiten her ein Wassergefälle symmetrisch auf den Rindenlappen wirkte, konnte ich keine Beeinflussung der Tracheidenstrangentwicklung in der Rindenbrücke wahrnehmen.

Aus den angeführten Befunden geht hervor, daß die von Simon aufgestellte Theorie unserem Objekte gegenüber nicht imstande ist, den Entwicklungsgang radial verlaufender Tracheidenstränge kausal verständlich zu machen.

Nach diesen Mißerfolgen, die Entstehung der Tracheidenstränge und namentlich die Richtung der fortschreitenden Differenzierungsvorgänge ursächlich auf physikalische Agentien zurückzuführen, war

zu prüfen, ob vielleicht chemische Wirkungen überall da im Spiele wären, wo in der Entwicklung eines solchen Stranges eine bestimmte Zielstrebigkeit der Tracheidenstränge zu erkennen war. Es war zu prüfen, ob vom Xylem chemische Wirkungen ausgehen könnten, welche die Entstehung neuer Xylemelemente in ihrer Nähe anregen könnten.

Zunächst ist festzustellen, daß zur Entwicklung von Xylemelementen die nachbarliche Wirkung normalen Xylems entbehrlich ist. Wir sprachen schon oben (S. 227) von den durch das Phloem gelegten radialen Längsschnitten und hörten, daß auch solche isolierte Rindenstreifen ihre dünnwandigen Elemente zu Tracheiden verwandeln können, und daß Kallus an ihnen entsteht, in welchem sich Xylemelemente entwickeln können. Mit Segmentstücken, die ich durch tangentiale Längsschnitte von Taraxacumwurzeln abschälte, hatte ich denselben Erfolg. Durch Belegen dieser Segmentstreifen mit lebendigen Stücken des zugehörigen Xylems konnte ich insofern keine besonderen Erfolge erzielen, als in ihnen die Tracheidenbildung nicht schneller vor sich ging als ohne Xylemeinwirkung. Auch der lebendige Zusammenhang mit den normalen Nachbargeweben, welche ich den Rindenstreifen dadurch erhielt, daß ich sie nur unvollkommen abschälte und an einem ihrer Enden mit der Hauptmasse der Wurzel in Verbindung ließ, hatte keinen Einfluß auf den Gang der Gewebeentwicklung.

Jede Kallusbildung auszuschließen, gelang nur an den durch Taraxacumwurzeln gelegten xylemfreien Rindenquerschnitten. An solchen blieb auch die Bildung von Tracheiden aus. Zwar sah ich an Kontrollversuchen, in welchen den Phloemquerschnittscheiben noch ein anhängender kleiner Rest des Xylems gelassen worden war, in nächster Nähe des letzteren kleine Gruppen englumiger Tracheiden erscheinen; doch möchte ich dahingestellt sein lassen, ob es sich bei ihrer Entstehung um eine Umdifferenzierung jugendlicher Phloemanteile zu Tracheiden gehandelt hat oder um die tracheale Ausbildung vereinzelter Jungholzelemente. Zusammenfassend dürfen wir feststellen, daß bisher in xylemfreien Rindenanteilen nur dann Tracheidenbildung mit Sicherheit beobachtet wurde, wenn auch die Bedingungen zur Kallusbildung verwirklicht waren. Freilich möchte ich nicht aus dem Ausbleiben von Tracheiden in kallusfreien Phloemquerschnittsplatten folgern, daß die Kallusbildung es wäre, welche für xylemfreie Rindenanteile erst die unerläßlichen Vorbedingungen für Tracheidenbildung abgäbe; vielmehr kann recht wohl das Ausbleiben der Tracheidenbildung wie der Kallusbildung Wirkungen der nämlichen Ursache darstellen, — wie z. B. des kräftigen Wundreizes, den die Anfertigung dünner Querschnittsplatten und die Zerstörung der längsgerichteten Transportbahnen bedeuten.

Nachdem das Auflegen von Xylemgewebe sich für die im Phloem sich abspielenden Differenzierungsvorgänge als belanglos erwiesen hatte, konnten Versuche mit Gewebepreßsäften nicht mehr sonderlich aussichtsreich erscheinen. Gleichwohl wurden auch solche angestellt. Sie verliefen negativ.

Obschon die hier geschilderten Versuche und Erwägungen die Bemühungen, etwaigen chemischen Einwirkungen des Xylems auf Differenzierungsvorgänge in seiner Nachbarschaft auf die Spur zu kommen, vergeblich erscheinen ließen, darf doch daran festgehalten werden, daß solche Beziehungen und Wirkungsweisen nicht auszuschließen sind: überall wo auf irgendeinem Wege in einer Taraxacumwurzel selbständige Xylemkörper und Xylemzüge durch lebendiges Rindengewebe voneinander getrennt vorliegen, entwickelt sich in diesen eine irgendwie gerichtete Verbindungsbrücke, sei es, daß es sich um die durch ein Trauma getrennten Stücke der normalen Stele handelt, sei es, daß es sich um anomale Tracheidenstränge handelt, die neben dem normalen Xylemzylinder erscheinen, sei es, daß durch Verwachsung zwei normale Xylemzylinder in einen Wurzelkörper geraten. Welcher Art die Wirkungen sind, welche von den Xylemanteilen ausgehen und die Entstehung trachealer Anastomosen bewirken, bleibt dunkel; doch scheinen mir die oben erörterten Versuche dafür zu sprechen, daß in erster Linie chemische Wirkungen maßgebend sind.

Zusammenfassung.

1. Bei den in der Natur gefundenen Objekten finden sich zahlreiche anomale Gewebebildungen, wie Tracheidenbildung in der Rinde, Aufspaltung des Xylemstranges, anomale Verdoppelung des Xylemzylinders, anomale Borkebildung und Gefäßresorption.

2. Durch Verwundung kann experimentell in der Rinde von Taraxacum Tracheidenbildung erzielt werden.

3. Die Milchröhren sind Orte bevorzugter Wundgummibildung.

4. Noch sehr kleine Stücke von Taraxacumwurzeln sind reaktionsfähig. Ein Stück vom Gewicht 0,0266 g zeigte noch deutlich Sproßregeneration und Blattentwicklung. Die Grenze der Teilbarkeit bei Taraxacum liegt also tiefer als Rechinger angibt.

5. In dünnen Querschnittscheiben von Taraxacumwurzeln können durch Umwandlung ganzer Rindenzellen Tracheiden in großer Zahl entstehen; ihre Lage läßt keine Beziehung zu den Milchröhren erkennen. Xylemfreie Querschnitte zeigen keine Tracheidenbildung. Längsschnitte sind auch dann, wenn sie nur Phloemanteile enthalten und von dem

Xylem des Zentralzylinders abgetrennt sind, zur Bildung trachealer Stränge befähigt; der Bildung der letzteren geht aber stets die Produktion eines Kallus voraus, der sich an der Querschnittsfläche des apikalen Poles entwickelt und in der bekannten Weise tracheale Elemente in sich produziert.

6. Die Entwicklungsgeschichte der Tracheiden läßt drei Modi erkennen: Entweder ganze Rindenzellen oder Teilstücke von solchen werden zu Tracheiden, oder diese entstehen durch Vermittelung eines Kambiums.

7. Taraxacumwurzeln bilden Borke. Phloemständige Tracheiden werden durch sie nach außen abgestoßen.

8. Taraxacumwurzeln haben starke Neigung zu Verwachsungen. Diese vollziehen sich in der Weise, daß die Phloemschichten miteinander verschmelzen. An der Kontaktfläche entstehen tangential gerichtete Tracheiden und Tracheidenstränge; die Xylemzylinder der Wurzelverwachsungen können durch tracheale Anastomosen miteinander verbunden werden.

9. Neben normalen Tracheiden entstehen oft mißgeformte, verzweigte, ringförmige und anders gestaltete Tracheiden bzw. Gefäßgruppen, darunter solche, welche den Wasser- und Stoffverkehr in umständlichen Zickzackbahnen durch sich passieren lassen. Die Tracheidenringe gleichen denjenigen, welche nach Vöchting und anderen nach inverser Transplantation und anderen Störungen der normal polaren Orientierung der Zellen entstehen. Zur Erläuterung der Wirkungen solcher Störungen scheinen aber jene Ringe nicht angetan, da sie bei Taraxacum auch in Geweben auftreten, für welche sich keine polare Störung annehmen läßt.

10. Die Milchröhren üben auf die Entstehung von Tracheiden in der Rinde einen lokalisierenden Einfluß aus insofern, als in ihrer nächsten Nähe Tracheiden ausgebildet werden.

11. Die von Simon aufgestellte Theorie, die ungleichmäßige Wasserverteilung für die Entstehung radial verlaufender Tracheidenstränge verantwortlich zu machen, ist auf die Tracheidenstränge der Taraxacumwurzeln nicht anwendbar.

Es ist mir ein Bedürfnis, meinem hochverehrten Lehrer und Vorstand, Herrn Professor Dr. E. Küster für das große Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht, für die vielseitigen Anregungen, durch die er mir die Beschäftigung mit dem Thema interessant gemacht hat, und für seine stete Hilfsbereitschaft meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Untersuchungen über die Luftwurzeln von einigen Jussieua-Arten.

Von **Annie M. Hartsema.**

Mit 1 Abbildung im Text und Tafel III.

Einleitung.

Die Luftwurzeln von Jussieua-Arten wurden zuerst beschrieben von Martins (1866), dann eingehend anatomisch untersucht von Schenck (1889) in einer Arbeit über das Aerenchym, wo er neben anderen Pflanzen einige Jussieua-Arten behandelt. Auch Goebel (Pflanzenbiologische Schilderungen I u. II) hat diese eigentümlichen Wurzeln beobachtet und zu erklären versucht. Eine Bedeutung als „vessies natatoires" (Schwimmwurzeln), wie es Martins glaubte, kommt nach Goebel diesen Organen nicht zu: „die Pflanze schwimmt sehr gut, wenn man auch alle Schwimmwurzeln abgeschnitten hat". Ebenso meint Schenck, daß diese Wurzeln nicht als Schwimmorgane fungieren, weil er „der Ansicht ist, daß ein überall so gleichartig entwickeltes Gewebe auch überall dieselbe Hauptfunktion zu erfüllen hat" und weil diese Wurzeln sicher nicht als Schwimmorgane fungieren bei den strauchigen, im Boden festgewurzelten Pflanzen, wie es Jussieua peruviana und Jussieua pilosa sind. Dennoch gibt er zu, daß bei Juss. natans und Juss. repens die Schwimmfähigkeit durch die lufthaltigen Gewebe erhöht wird.

Goebel glaubt, die Bildung dieser Organe, die er Luftwurzeln nennen will, hänge mit dem Gasaustausch zusammen. In seinen Versuchen mit Juss. grandiflora (eine Varietät der Juss. repens) traten Luftwurzeln nur auf, wenn die Pflanzen in Wasser gestellt wurden; zum Teil entsprangen die Luftwurzeln „aus den unteren, im Boden festgewurzelten Teilen" und wuchsen über die Wasseroberfläche. Auch aus dem Bau der Luftwurzeln schließt Goebel auf deren Bedeutung für den Gasaustausch: „Betrachtet man einen Querschnitt durch eine Luftwurzel, so zeigt sich, daß bei weitem der größte Teil derselben gebildet ist von einem außerordentlichen interzellularraumreichen Gewebe, welches wir mit Schenck als Aerenchym bezeichnen können, während der zentrale Gefäßstrang nur sehr wenig entwickelt ist".

Seliber (1905) hat das Verhalten von Juss. repens unter verschiedenen Kulturbedingungen studiert. Genau so wie Goebel (1891 1908, S. 60) kommt er zu dem Resultat, daß das Auftreten der Luftwurzeln abhängig ist „von einer reichlicheren Wasserzufuhr, als die für die Bildung gewöhnlicher Wurzeln notwendige". Im übrigen sollten nur ältere, gut beblätterte und gut ernährte Zweige Luftwurzeln bilden.

Es war nun meine, mir freundlichst von Herrn Geh. Rat K. von Goebel, München[1]) gestellte Aufgabe, zu untersuchen, welches die Differenzierungsursache der Adventivwurzeln von Jussieua sein könnte, und ob eine Umbildung möglich wäre. Die meisten Untersuchungen wurden gemacht an Juss. repens und Juss. Sprengeri, außerdem wurden gelegentlich noch untersucht: Juss. suffruticosa (= Juss. salicifolia), Juss. latifolia, Juss. longifolia, alles Holzgewächse wie Juss. Sprengeri und endlich noch Ludwigia repens. Die letzterwähnte Pflanze wurde nicht wie alle vorher genannten im Gewächshaus für tropische Wasserpflanzen kultiviert, sondern im Garten in einem Wasserbassin. Da sie im Sommer 1926 fast nicht geblüht hat, war es mir nicht möglich zu entscheiden, ob ich dabei nicht mit einer, durch die Kulturweise veränderten Juss. repens zu tun hatte, wie mir meine noch näher zu beschreibenden Versuchsresultate vermuten ließen.

Jussieua repens.

Diese aus den Tropen stammende Sumpfpflanze bildet, wie von Goebel und Seliber beschrieben und abgebildet wurde, zweierlei Luftwurzeln:

1. kurze (2—3 cm lang), walzenförmige, an den Knoten der horizontal in Wasser schwimmenden Sprossen entspringende Luftwurzeln, die immer zu mehreren sich bilden und demnach immer an den Stengelspitzen auftreten, und
2. solche, die aus den unteren, im Boden wurzelnden Stengel- und Wurzelteilen entspringen und senkrecht nach oben wachsen, bis sie die Wasseroberfläche und damit eine beträchtliche Endlänge (8—20 cm) erreichen.

---

1) Diese Arbeit ist die erste von einer kleinen Serie Arbeiten über Wurzelbildung, welche ich durch die dankenswerte Unterstützung der International Education Board unter der hochgeschätzten Führung von Herrn Prof. Dr. K. von Goebel im Botanischen Institut der Universität München ausführen durfte, von Oktober 1925 bis November 1926. Herrn Geh. Rat von Goebel und dem Education Board möchte ich auch an dieser Stelle meinen innigsten Dank aussprechen.

Meine erste Sorge war es diese Luftwurzeln an Stecklingen zu bekommen. Im Treibhaus, das nach Süden liegt und daher relativ viel Licht erhält, wurden Stecklinge in Glaszylindern mit Nährlösung oder mit Leitungswasser eingepflanzt, wobei die unteren Schnittflächen manchmal in einer 4—5 cm hohen Sandschicht vergraben wurden und die Sproßspitzen meistens über Wasser herausragten. Im Anfang (Oktober 1925) traten in fast allen Treibhauskulturen Luftwurzeln auf. Im Winter (November bis März) konnten fast keine erhalten werden, vom April an ging es allmählich wieder besser, wenn auch nicht immer gleich gut.

Als Nährlösung wurde vielfach die sogenannte Münchener Nährlösung benutzt, die dem hohen Kalkgehalt des Münchener Leitungswassers Rechnung trägt, und womit ich bessere Resultate als mit anderen Nährlösungen erhielt.

Die Nährlösung enthält nach den Vorschriften (Landw. Jahrb. f. Bayern 1913, Nr. 10, S. 16 u. 18):

KNO_3	0,250 g
KCl	0,250 „
$MgSO_4$	0,250 „
$Ca_3(PO_4)_2$	0,250 „
$FePO_4$	0,250 „
$FeCl_3$	3 Tropfen einer 5%igen Lösung
Wasser	1000 ccm

Mit einigen Tropfen konzentrierter Schwefelsäure ist zu neutralisieren.

Aus nachfolgendem Versuch geht hervor, daß die Luftwurzelbildung in der normalen Münchener Nährlösung besser verlief als in einer verdünnteren oder in Regenwasser.

Datum	Kulturflüssigkeit	Zahl der Luftwurzeln	
		nach 3 Wochen	nach 5 Wochen
8. III.	Münch. Nährl.	1	8—10
	„ „ 1:4	1	3
	Regenwasser	1	1 (ganz klein)

Dieser Versuch sollte einen möglichen Einfluß der Alkalität der benutzten Lösungen aufdecken: die normale Nährlösung und das Regenwasser reagierten neutral, während die verdünntere Lösung alkalisch war. Nach 3 Wochen ist diese Lösung stark alkalisch geworden, und die beiden anderen Lösungen reagieren ungefähr gleich schwach alkalisch. Daraus geht wohl hervor, daß die Alkalität der Lösungen nicht ausschlaggebend für die Luftwurzelbildung sein kann.

Außer den Versuchen mit Nährlösungen wurden solche mit stimulierenden Lösungen angestellt, mit stark verdünnten Kupfersulfatlösungen und mit einer von Popoff beschriebenen Mangan- und Magnesiumsalzlösung. Nachstehender Versuch wurde mit sechs Sproßspitzen ausgeführt, die mit den Schnittflächen unter Wasser in Sand eingepflanzt wurden; bei drei Versuchen sind die Glaszylinder mit schwarzem Papier umwickelt worden.

Datum	Kulturflüssigkeit	Zahl der Luftwurzeln am 15. X.	Zahl der Luftwurzeln am 22. X.
2. X. 26	Münch. Nährl. Licht	0	5
	„ „ Dunkel	0	4
	M.N. + $CuSO_4$ 1:100000 Licht	1	2
	M.N. + $CuSO_4$ 1:100000 Dunkel	0	5
	Leitungswasser Licht	1	4
	„ Dunkel	0	4

Die Resultate sprechen nicht für eine stimulierende Wirkung der Kupfersulfatlösung. In einem anderen Versuch wurde neben der Verdünnung 1:100000 auch eine 1:50000 verwendet; letztere schien schädlich zu sein, aber auch in der ersten bildeten sich keine Luftwurzeln.

Auf S. 246 wird ein Versuch mit einer stimulierenden Salzmischung nach Popoff[1]) angeführt, die die günstige Wirkung der Münchener Nährlösung jedoch nicht übertraf. Auch in anderen Versuchen war der Erfolg nicht besser: einmal trat weder in der Popoffschen Lösung noch in den Nährlösungen Luftwurzelbildung ein; ein anderes Mal aber entstanden in der Popoffschen Lösung viele Wurzeln und auch Luftwurzeln, während bei dem Kontrollversuche in Leitungswasser weniger und nur normale Wurzeln auftraten. In diesem Fall erwies sich also die Popoffsche Lösung als die bessere gegenüber Leitungswasser, was man aber wohl dem Salzgehalt an sich und nicht der spezifischen Wirkung der Mangan- und Magnesiumsalze zuschreiben kann.

Von Mai an wurden auch im großen Wasserbassin des Victoria regia-Hauses (Wassertemperatur 25—30° C) Versuche angestellt, wobei die Töpfe mit bewurzelten oder unbewurzelten Stecklingen mehr

1) Die von mir als Popoff II bezeichnete Lösung enthält nach der vom Verfasser für Stecklingsbewurzelung gegebenen Vorschrift (Popoff u. Gleisberg 1924):

$MgCl_2$ 4‰
$MgSO_4$ 4‰
$MnSO_4$ 4‰
KCl 6‰

oder weniger tief unter Wasser gebracht wurden. Ob man die jetzt eintretende schöne Luftwurzelbildung der höheren Temperatur des Victoria-Hauses zuschreiben mußte, sollte durch einige Parallelversuche ausgemacht werden, wobei sich im übrigen auch die günstige Wirkung der Nährlösungen dem Leitungswasser gegenüber zeigt. Jeder Glaszylinder erhielt zwei etwa 20 cm lange Sprosse von Jussieua repens.

Versuchsdatum	Kulturflüssigkeit	Zahl der Luftwurzeln im: Victoria-Haus	Treibhaus
9. VI. 26	Münch. Nährl.	14. VI. 6	3
		22. VI. 7	3
	Nährl. n. Pfeffer	14. VI. 0	2
		22. VI. 1	2
	Popoff II	14. VI. 4	2
		22. VI. 4	3
	Leitungswasser	14. VI. 0	0
		22. VI. 1	1

Wenn man diesen Zahlen auch keinen allzugroßen Wert zuschreiben darf, weil in allen Fällen nur einer der beiden Zweige Luftwurzeln bildete, so zeigen sie doch, daß Licht und Temperatur im Versuchstreibhaus zureichend waren. Im Wasserbassin des Victoria-Hauses traten aber im allgemeinen viel mehr Luftwurzeln auf, besonders wenn die Stecklinge nicht angebunden wurden, sondern frei an der Wasseroberfläche schwimmen konnten. Später konnten aber die Versuche im Victoria-Hause nicht fortgesetzt werden, weil (vielleicht infolge der schlechten Witterung) eine Verunreinigung des Wassers auftrat, wodurch sämtliche untergetauchte Pflanzenteile mit einer braunen Algenmasse überdeckt wurden. Dann wurden neue Versuche angestellt in einem überdeckten Wasserkasten im Freien, der sehr reines Wasser von etwa 20° C enthielt.

Weil im allgemeinen die Wurzelbildung von Stecklingen im Dunkeln begünstigt wird, habe ich einen Teil meiner Versuche in mit schwarzem Papier umwickelten Glaszylindern ausgeführt, wie schon auf S. 245 erwähnt wurde. In der folgenden Tabelle sollen noch einige Licht-Dunkel-Versuche mitgeteilt werden, die zu verschiedenen Jahreszeiten mit Leitungswasser oder mit der Münchener Nährlösung angestellt wurden.

Ein günstiger Einfluß der partiellen Verdunkelung war also nicht nachzuweisen, vielmehr das Gegenteil. Dennoch wurden viele Versuche in verdunkelten Glaszylindern gemacht, weil sich dadurch die Verunreinigung der Nährlösung durch Grünalgen beseitigen ließ.

Versuchsdatum	Kultur in:	Licht	Dunkel
2. VII.	Münch. Nährl.	+	+
2. VII.	Leitungswasser	—	—
11. VIII.	Erde + Leitungswasser	+	+
11. VIII.	Sand + Leitungswasser	—	—
11. VIII.	Sand + Münch. Nährl.	+	—
24. VIII.	Sand + Leitungswasser	+	—
2. X.	Sand + Leitungswasser	+	+
2. X.	Sand + Münch. Nährl.	+	+
2. X.	Sand + Münch. Nährl. + $CuSO_4$ (s. auch S. 245)	+	+

+ Luftwurzelbildung
— keine Luftwurzelbildung

In den vorhergehenden Versuchen handelte es sich um die Luftwurzelbildung als solche; zusammenfassend können wir uns wohl an Seliber anschließen, wenn er schreibt (S. 192): daß für die Entstehung der Aerenchymwurzeln bei Jussieua repens folgende Bedingungen in Betracht kommen: Wasser und verhältnismäßig gute Ernährung. Dabei treten aber meistens nur lange, negativ-geotropische Luftwurzeln auf an den unteren ausgewachsenen Stengelteilen. Schließlich bilden sich diese vertikalen Luftwurzeln nach etwa einem Monat in fast allen Versuchen. Innerhalb 10 Tagen sah ich sie aber nie auftreten, während die kurzen Luftwurzeln meistens nach 2—6 Tagen schon zum Vorschein traten, oder überhaupt nicht!

Manchmal schien es, als ob die Bildung dieser kurzen Luftwurzeln mit einer durch unbekannte Ursachen bedingten Stimmung der Jussieua-Pflanzen zusammenhänge: entweder traten die Luftwurzeln in fast allen Versuchen auf, wo nur genügend Feuchtigkeit gegeben wurde, — gleichgültig ob diese als Nährlösung oder als Leitungswasser, im Licht oder im Dunkeln geboten wurde, — es konnten sogar oberhalb des Wassers, in der feuchten Luft kleine Luftwurzeln auftreten, — oder es konnten bei scheinbar gleichen Licht- und Ernährungsbedingungen überhaupt keine Luftwurzeln erhalten werden. Ich suchte diese Stimmung dadurch auszunützen, daß ich, nachdem die gewünschte Luftwurzelbildung eingetreten war, die Spitzen der benutzten Stecklinge für neue Versuche verwandte. Daneben wurden dieselben Versuche an frischem Material wiederholt.

Wenn diese Versuche in einem Wasserbassin im Victoria-Hause oder im Freien ausgeführt wurden, so waren manchmal an dem alten Material zuerst Luftwurzeln sichtbar, aber schließlich traten diese überall auf an den Spitzen der langen, auf dem Wasser schwimmenden Triebe. In einem in Glaszylindern mit Sand und Nährlösung an-

gestellten Versuch bildeten sich jedoch viele Luftwurzeln an den Kontrollexemplaren, während die auch vorhin im Treibhaus kultivierten Stecklinge versagten.

Bei meinen ersten Versuchen im Wasserbassin des Victoria-Hauses und auch im oben genannten Wasserkasten, traten fast immer an den schwimmenden plagiotropen Trieben zahlreiche kurze Luftwurzeln auf. Nach Seliber wachsen die Sprosse von Jussieua repens nur bei starker Beleuchtung plagiotrop an der Wasseroberfläche weiter, während sie bei schwachem Licht orthotrop aus dem Wasser zum Vorschein kommen. Im allgemeinen benutzte ich als Stecklinge orthotrope aus dem Wasser hervorragende Sprosse, oder mehr oder weniger plagiotrope, über den Rand des Bassins herunter hängende Seitensprosse, die aber alle ohne Luftwurzeln waren. Sollte die reichliche Luftwurzelbildung der normalen plagiotropen Triebe einer Zusammenwirkung von Luft und Wasser zuzuschreiben sein, so müßten meine Stecklinge, wenn sie horizontal in einer flachen Glasschale mit Wasser befestigt worden waren, ebenso zahlreiche Luftwurzeln bilden. Dieses war nun aber nicht der Fall: weder orthotrope noch plagiotrope Sprosse bildeten in diesen Versuchen, die im Sommer einige Male wiederholt wurden, andere als normale Adventivwurzeln. Wurden aber Stecklinge von Ludwigia repens zu diesen Versuchen verwendet, so traten immer viele Luftwurzeln auf; ebenso kamen viele Luftwurzeln zum Vorschein, wenn Jussieua-Sprosse aus dem schon mehrmals erwähnten Wasserbassin benutzt wurden. Welchen Umständen man diesen merkwürdigen Erfolg zuschreiben muß, ist mir nicht klar, um so weniger weil ich bei der anatomischen Untersuchung keine Differenzierung der Wurzelanlagen feststellen konnte, und es zudem ausgeschlossen scheint, daß in den letztgenannten Fällen Luftwurzelanlagen vorhanden waren[1]).

Interessant ist noch ein Versuch, wobei die im Victoria-Hause entstandenen Triebe als Stecklinge in Töpfe gepflanzt und an hölzernen Stäbchen befestigt wurden. Die Töpfe sind hierauf mehr oder weniger tief im Wasserbassin versenkt worden. Aus der nachstehenden Tabelle geht hervor, daß die kurzen Luftwurzeln nur entstehen können, wenn die jüngeren Stengelteile sich noch im Wasser befinden. Im Versuch Nr. 2 waren die Sprosse sogar fast untergetaucht, ragten aber allmählich wieder aus dem Wasser hervor. Nur im 3. Versuch traten keine kurzen Luftwurzeln auf; später konnten aber an allen Sprossen negativ-

1) F. Wettstein untersuchte Jussieua grandiflora und konnte ebenso feststellen: daß die Differenzierung in Erdwurzeln und Atemwurzeln erst eintritt, nachdem die Wurzelspitze aus dem erzeugenden Organ ausgetreten ist (1906, S. 42).

Versuch	Länge der Sprosse cm	Topfrand unter Wasser cm	Zahl der Luftwurzeln nach 4 Tagen
10. VI. Nr. 1	27—29	23	9+7+8
10. VI. Nr. 2	22—27	28	11+11+5
10. VI. Nr. 3	23—25	11	keine
10. VI. Nr. 4	24—25	20	13+8

geotropische Luftwurzeln beobachtet werden. Seliber (S. 191) beschreibt, daß an untergetauchten Pflanzen keine Luftwurzeln auftreten. Ich konnte einige Male die gleiche Erfahrung machen; besonders wenn die Sproßspitze abgeschnitten war, trat keine Luftwurzelbildung ein. Meistens machte sich aber unter Wasser ein derartig starkes Wachstum bemerkbar, daß die Spitze sehr bald wieder die Wasseroberfläche erreichte. Zugleich setzte dann eine Luftwurzelbildung ein.

Dabei ließen sich einige merkwürdige Beobachtungen machen, die ich an einem Beispiel ausführlicher beschreiben möchte.

Am 29. VI. 26 wurden drei Stecklinge von Juss. repens in einen hohen Glaszylinder gepflanzt und dabei so viel Nährlösung verwendet, daß alle Sprosse just untergetaucht waren.

Am 1. VII. waren ganz kleine Luftwurzeln aufgetreten an den eben aus dem Wasser hervorragenden Sproßspitzen; es wurde so viel Wasser nachgefüllt, daß die wachsenden Stecklinge wieder untergetaucht waren.

Am 2. VII. Einer der drei Sprosse ist über den Wasserspiegel gewachsen: dessen Luftwurzeln waren im Gegensatz zu den anderen deutlich angeschwollen und weißlich; der Wasserspiegel wurde abermals erhöht. Am Abend desselben Tages erreichte der 2. Sproß die Wasseroberfläche, kurz nachher war eine Anschwellung seiner Wurzelspitzen sichtbar; nochmals wurde Wasser nachgefüllt.

Bis zum 8. VII. hatte sich dieses Spiel nicht wiederholt. Jetzt waren alle neugebildeten Luftwurzeln wenig angeschwollen und durchscheinend, was wohl dem zuzuschreiben ist, daß sie statt Luft Wasser enthielten. Auch Seliber (S. 192) meint, daß die Luftversorgung der Wurzeln hauptsächlich von den Spaltöffnungen der Blätter ausgeht. Gegenüber dem Kontrollversuch, wo die Stecklinge sich von vornherein mit den Spitzen in der Luft befanden und an der Wasseroberfläche ganz wenig kurze weiße Luftwurzeln bildeten, war im eben beschriebenen Versuch ein beschleunigtes Wachstum zu beobachten. Dieser Versuch wurde noch einige Male wiederholt, leider ohne denselben Erfolg, was einmal daher kommen mag, daß die Sprosse zu schnell aus dem Wasser

wuchsen, so daß nur weiße Luftwurzeln auftraten; das andere Mal wurden überhaupt keine derartigen Wurzeln gebildet. Aber an Ludwigia konnte ich öfters denselben Zusammenhang feststellen: die junge Luftwurzel füllte sich erst mit Luft, nachdem einige Blätter aus dem Wasser zum Vorschein gekommen waren.

Um so merkwürdiger scheint es, daß ich keine direkte Verbindung von den lufthaltigen Interzellularen des Stengels mit den Luftwurzeln feststellen konnte. Ein Jussieua-Stengel wurde dazu unterhalb einiger gesunder Luftwurzeln abgeschnitten und luftdicht auf den kurzen Schenkel eines U-förmig gebogenen Glasrohres befestigt. Nachdem das Ganze ins Wasser gebracht war, versuchte ich mit Quecksilber Luft einzupressen. Jost (1887) konnte bei dieser Versuchsanordnung die Luft durch die Atemwurzeln einer Palme entweichen lassen. Bei Jussieua gelang dieses aber nicht, auch nicht wenn die Luftwurzelspitze abgeschnitten wurde: die Luft entwich durch die Spaltöffnungen und zufälligen Öffnungen der Stengeloberfläche.

Das außerordentlich starke Wachstum der just untergetauchten Stecklinge (welches auch in anderen Versuchen in den beiden benutzten Wasserbassins zu beobachten war), führte mich zu der Vermutung, ob nicht eine Nährstoffarmut, als Folge dieses schnellen Wachstums, die Ursache der reichlichen Luftwurzelbildung sein könnte. Darum versuchte ich ein verstärktes Wachstum durch Etiolierung hervorzurufen. Es konnten sich aber die im Sand mit Nährlösung ausgepflanzten Stecklinge im Dunklen nicht weiter entwickeln, und starben in kurzer Zeit ab.

Die oben beschriebenen Versuche, wo an just untergetauchten Stecklingen Luftwurzelbildung zu beobachten war, führen uns nochmals zu der auf S. 248 bereits erwähnten Hypothese, daß für die Bildung dieser Luftwurzeln eine Zusammenwirkung von Luft und Wasser notwendig sein könnte. Man hat die Atemwurzelbildung bekanntlich einem Sauerstoffmangel zuschreiben wollen. Zwar meinte Goebel, daß das Auftreten dieser Wurzeln nur von einer reichlichen Wasserzufuhr abhängig sei. „Die Atemwurzeln können für den Gasaustausch von Bedeutung sein, obwohl ihr Auftreten nicht durch Sauerstoffmangel bedingt wird“ (Einl. S. 60). Den Beweis für diese letzte Behauptung sieht Goebel darin, daß an Juss. fluviatilis auch außerhalb des Wassers Luftwurzeln auftraten. Dasselbe konnte ich an Stecklingen von Juss. repens beobachten, die in mit Wasserdampf gesättigter Luft kleine Luftwurzeln bildeten. Als ich aber einmal versuchte, diese in Wasser zum Auswachsen zu bringen, versagten sie, womit aber nicht gesagt sein soll,

daß eine Weiterentwicklung ausgeschlossen ist, denn in einem anderen Versuch sind solche Luftwurzeln in feuchter Luft stark ausgewachsen (vgl. auch den auf S. 252 beschriebenen Umbildungsversuch).

Einen anderen Beweis, daß Sauerstoffmangel keine Bedeutung für die Luftwurzelbildung hat, meine ich in dem folgenden Versuch zu erblicken: von zwei Glaszylindern wurde einer mit ausgekochtem, der andere mit täglich durchlüftetem Wasser gefüllt; im letzteren traten schon nach einer Woche Luftwurzeln auf, im ersten keine. Auch aus dem hohen Sauerstoffgehalt des Wassers, worin sich zahlreiche Luftwurzeln entwickelt hatten (die Analysen werden auf S. 256ff. ausführlicher behandelt), geht hervor, daß die Luftwurzelbildung nicht durch Sauerstoffmangel, sondern vielmehr durch reichliche Sauerstoffzufuhr bedingt oder jedenfalls begünstigt wird.

Die Bedeutung des Wassers klar zu machen, war der Zweck von einigen anderen Versuchen, wobei Stengelteile entweder in feuchter Baumwolle oder Sphagnum eingewickelt, oder in einen mit Wasser gefüllten Glaszylinder gebracht wurden. In den meisten Fällen war der Erfolg negativ, sowohl im tropischen Wasserpflanzenhaus als im Versuchstreibhaus, als im Freien (bei Ludwigia repens), aber in 4 von 22 Versuchen traten kurze Luftwurzeln auf. Damit ist also bewiesen, daß auch bei dieser Versuchsanordnung Luftwurzeln entstehen können.

Das Auftreten der vertikalen Luftwurzeln schien von der Wasserhöhe unabhängig zu sein: sie bildeten sich, wenn nur 2—3 cm Wasser über dem Sand stand, und im Wasserbassin, wo der Topfrand oft bis 30 cm unter Wasser versenkt wurde. Die Endlänge dieser negativ-geotropischen Wurzeln kann sehr groß werden, wie dies auch von Goebel (1891, S. 257) beschrieben wird. Scheinbar wird das Wachstum erst eingestellt, wenn die Wasseroberfläche erreicht ist; es gelang mir auch, diese Wurzeln nachträglich weiter wachsen zu lassen, indem ich den Topf tiefer unter Wasser brachte. Demgegenüber besitzen die kurzen Luftwurzeln ein sehr beschränktes Wachstum; wurden diese nachträglich tiefer ins Wasser versenkt, so gingen sie sehr bald zugrunde.

Die vertikalen Luftwurzeln entstehen manchmal als Seitenwurzeln der gewöhnlichen Wurzeln. Einmal fiel es mir auf, daß umgekehrt normale Wurzeln entstanden waren als Seitenwurzeln einer negativ-geotropischen Luftwurzel. Aber auch aus den kurzen Luftwurzeln konnten normale Seitenwurzeln entspringen, nachdem die Luftwurzeln tragenden Sprosse in Erde versetzt und in sehr feuchter Luft weiter kultiviert worden waren. Nur wenn ganz junge Luftwurzeln anwesend waren, gelang es manchmal, eine Weiterentwicklung zu

erhalten, wie in der Fig. 1 gezeichnet wurde. Von einigen der hier abgebildeten Luftwurzeln hatte sich sogar die Spitze als normale Wurzel weiter entwickelt, meistens wächst diese Spitze nicht weiter und es entstehen nur mehr oder weniger verzweigte Seitenwurzeln. Auch Seliber beschreibt einige Fälle, wo Aerenchymwurzeln normale Seitenwurzeln bilden. Es scheint also, daß bei der Entstehung von Luftwurzeln der normale Wurzelcharakter nicht verloren geht. Seliber hat ausführlich die anatomischen Merkmale beschrieben, wodurch diese

Fig. 1. Jussieua repens. Unterer Teil eines Stengels mit Luftwurzeln, am 27. VII. 1926 in Erde gepflanzt, worauf die Spitzen der Luftwurzeln sich umbildeten. Zeichnung am 19. VIII. 1926. *S* Seitensproß, *a* abgebrochene Wurzelspitze.

Wurzeln sich von anderen Adventivwurzeln unterscheiden; worauf die besondere Ausbildung zurückzuführen ist, konnte nicht ermittelt werden.

Jussieua Sprengeri.

Juss. Sprengeri ist eine aus Argentinien stammende Pflanze, die außer an Luftwurzeln auch am Stengel Aerenchym bildet, wie von Schenck für einige andere verholzte Jussieua-Arten ausführlich beschrieben wurde. Stellt man grüne, noch nicht verholzte Zweige ins Wasser, so treten scheinbar ordnungslos viele teils normale, teils lufthaltige Adventivwurzeln auf. Außerdem entwickelt sich im Stengel aus dem Phellogen ein aerenchymatisches Gewebe, wodurch die Epidermis gesprengt

wird. Die Luftwurzeln sind negativ-geotropisch, wie ich dadurch nachweisen konnte, daß ich einen Luftwurzeln tragenden Stengel horizontal in Wasser brachte, wonach einige Wurzelspitzen sich aufrichteten, indem sie sich aktiv krümmten.

Weitaus die meisten Versuche an Juss. Sprengeri wurden im Versuchstreibhaus ausgeführt; im Wasserbassin des Victoria-Hauses fand noch ein Versuch statt, wobei Stecklinge mehr oder weniger tief unter Wasser versenkt wurden, aber so, daß die Sproßspitzen über die Wasserfläche ragten. Die untergetauchten Stengelteile bildeten reichlich Aerenchym. Luftwurzeln kamen an dem Stengel und aus der Erde zum Vorschein. Wo die Luftwurzelbildung unter fast allen Umständen eintrat, lag keine Veranlassung vor die Versuche im Victoria-Hause zu wiederholen. Auch im Winter ließ sich mit Juss. Sprengeri sehr gut arbeiten: sowohl in Leitungs- und Regenwasser, als auch in den verschiedenen Nährlösungen traten nach etwa 10 Tagen die ersten Luftwurzeln auf. In den Nährlösungen war die Wurzelbildung im allgemeinen eine stärkere.

Mit einer stimulierenden Salzmischung nach Popoff (sogenannte Lösung Popoff II) wurden einige vorläufige Versuche gemacht. Dabei wurden die Zweige, wie die von Popoff und Gleisberg behandelten Salixzweige, für eine halbe oder eine ganze Stunde in die Lösung gestellt und nachher zu den unbehandelten Kontrollzweigen in Leitungswasser. 18—24 Stunden später wurde dieses Bad wiederholt. Im ersten Fall (wo also zweimal ½ Stunde gebadet wurde) traten die ersten Wurzeln früher auf als bei der Kontrolle; im zweiten Fall entstanden weniger Luftwurzeln als in der Kontrolle. Weil die Wurzelbildung auch ohne Stimulierung eine reichliche war, wurden diese Versuche nicht weiter fortgesetzt.

Gleichzeitig mit den Luftwurzeln, aber meistens noch früher, tritt die Aerenchymbildung des Stengels ein, so daß es scheint, als ob beide von demselben Reiz oder von denselben Bedingungen ausgelöst werden. Als Hauptursache für beide muß man das Wasser betrachten: in feuchter Luft traten weder Aerenchym noch Luftwurzeln auf im Gegensatz zu den Erfahrungen von Goebel (Pflanzenbiol. Schilderungen II, S. 260). Sowohl an Zweigen der im Wasserpflanzenhaus festgewurzelten Mutterpflanze, als an jungen, in einem Schwitzkasten kultivierten Stecklingen wurden wiederholt kurze Strecken des Stengels mit feuchter Baumwolle oder Sphagnum umwickelt und dieses durch Kautschukpapier gegen Austrocknen geschützt. Weder Aerenchym- noch Wurzelbildung traten ein, auch nicht wenn an der eingewickelten Stelle eine Ringelung angebracht wurde. In einem anderen Versuch, wo ein Stengel in einem

mit Wasser gefüllten Glaszylinder eingeführt wurde, trat aber nach etwa 20 Tagen sehr wenig Aerenchym und eine kleine Wurzel auf.

Um einen eventuellen Einfluß vom Sauerstoffgehalt des Wassers feststellen zu können, wurden ähnliche Versuche wie bei Juss. repens angestellt mit ausgekochtem und durchlüftetem Wasser. Nach einem Monat wurden Luft- und Sauerstoffgehalt des Wasser bestimmt[1]). Im ausgekochten Wasser, das mittels einer Paraffinölschicht von der Luft abgeschlossen war, hatten sich sehr viel weniger Luft- und andere Wurzeln entwickelt, vielleicht infolge der schädlichen Wirkung des Öles, welches anscheinend in Stengel und Blätter eingedrungen war. Aus der nachstehenden Tabelle geht hervor, daß der Luftgehalt, sowie der Sauerstoffgehalt des durchlüfteten Wassers sehr viel höher als normal ist, denn nach Landolt-Börnstein (5. Aufl. 1923) enthalten 100 ccm Wasser mit Luft gesättigt bei 20° C 1,868 ccm Luft und dabei beträgt der Sauerstoffgehalt 34,03 %. Die in der Tabelle angegebenen Luftvolumina wurden bei etwa 20° C aufgefangen und müßten somit zum Vergleich mit dem theoretischen Wert auf 0° C korrigiert werden.

Versuchsdatum		Analyse	100 ccm Wasser enthalten Luft ccm	Sauerstoffgehalt %
5. II. 26.	Wasser ausgekocht unter Öl	11. III.	± 2,75	25,4
5. II. 26.	Wasser durchlüftet	6. III.	5,15	55,1
5. II. 26.	Dasselbe seit 6. III. unter Öl	16 III.	5,15	63,9
15. VI. 26.	Wasser ausgekocht	8. VII.	3,2	48,6
15. VI. 26.	Wasser durchlüftet	9. VII.	4,2	55,6
12. VII. 26.	Wasser ausgekocht	10. VIII.	3,3	47,0

Eine Erklärung für diese abnorm hohen Luft- und Sauerstoffgehalte zu finden wird auf S. 259 versucht. Jedenfalls geht aus den obenstehenden Zahlen hervor, daß von einer Sauerstoffarmut nicht die Rede sein kann. Dieser Versuch wurde noch zweimal wiederholt (15. VI. und 12. VII.), wobei aber kein Paraffinöl mehr verwendet wurde, womit natürlich eine Sauerstoffdiffusion nicht ausgeschlossen war. Jetzt traten sowohl im ausgekochten als im durchlüfteten Wasser Luftwurzeln und Aerenchym auf. Die Analyse ergibt aber, wie aus der Tabelle hervorgeht, daß auch im ausgekochten Wasser sehr viel Luft und Sauerstoff enthalten waren.

Obwohl manchmal Luftwurzeln als Seitenwurzeln entstanden, konnte dieses nicht beobachtet werden an einer Wurzel, die mit dem

1) Die Bestimmungsmethode wird ausführlich beschrieben auf S. 257.

Spitzenteil in einem Glaszylinder mit ausgekochtem Wasser unter Öl eingeführt wurde (worin sie ganz gesund weiterwuchs).

Eine Serie Versuche wurde ausgeführt mit geringelten Zweigen, wobei die Ringwunde oberhalb oder unterhalb der Wasseroberfläche angebracht worden war. Im ersten Fall war also auch unterhalb der Wunde ein berindeter Teil frei in der Luft: es entstanden auch unter der Wunde Aerenchym und Luftwurzeln (und andere Wurzeln). Befand sich aber die Ringelungsstelle unter Wasser, so traten nur über der Wunde viele Luftwurzeln auf und nur dort ist Aerenchym sichtbar gewesen. Ganz vereinzelt bildeten sich unter der Wunde einige normale Wurzeln; wenn aber unter der Wunde eine Achselknospe sich entwickeln und die Luft erreichen konnte, so trat auch dort sehr bald nachher Aerenchym- und Luftwurzelbildung ein.

Sehr merkwürdig waren die Resultate von horizontal in Wasser gebrachten Zweigen: nach 6—10 Tagen waren sehr viele Wurzeln ausgetreten, und zwar Luftwurzeln ausschließlich aus der nach oben gekehrten Seite, andere Adventivwurzeln aus allen anderen Seiten, wie auf der beigegebenen Abbildung zu sehen ist. Außerdem trat Aerenchymbildung ein. Merkwürdig ist auch, daß in einem Versuch, wo die Zweige nach 10 Tagen um 90° gedreht wurden (und neu festgebunden), andere Luftwurzeln aus der jetzt nach oben gekehrten Seite entstanden. In einem anderen Versuch wurde ein Zweig nach 8 Tagen um 180° gedreht; auch jetzt kamen aus der neuen Oberseite andere Luftwurzeln zum Vorschein, denn 11 Tage später zählte ich 17 gekrümmte Luftwurzeln aus der Unter-, und 13 Luftwurzeln aus der Oberseite.

Daß es sich hier nicht um einen Lichteinfluß handelte, konnte ich nachweisen, indem ich die Glasschale ganz verdunkelte (mit schwarzem Papier), so daß nur die Sproßspitze ans Licht kam; auch in diesen Versuchen entwickelten sich die Luftwurzeln wie vorhin beschrieben wurde. Auch wurde in einigen Versuchen von unten belichtet. Einmal wurde dabei die Oberseite mit schwarzem Papier verdunkelt. Alle Sprosse gingen ohne Wurzelbildung zugrunde, ebenso wie in einem anderen Versuch, wo ganz verdunkelt wurde. Als aber sowohl von der Unter- als von der Oberseite Licht zutreten konnte, erschienen die Luftwurzeln nur auf der Oberseite.

Daraus ließe sich also auf einen Schwerkrafteinfluß schließen, welchen ich noch mit Klinostatversuchen zu beweisen versuchte. In einem großen Glasgefäß mit Wasser wurden jedesmal zwei Sprosse um die horizontale Achse des Klinostaten gedreht, wobei die Sproßspitzen sich in der Luft befanden. Nach 13 Tagen (im zweiten Ver-

such nach 7 Tagen) wurde die Drehung abgebrochen, weil noch keine Wurzelbildung eingetreten war in Gegensatz zu der Kontrolle. Diese Zweige wurden jetzt ebenso wie die Kontrollzweige horizontal in Wasser gebracht, um dann nachträglich noch einige Wurzeln zu bilden.

Wurden Oberseite oder alle Seiten des Stengels mit einer dünnen Paraffinschicht überzogen, so konnte dadurch die Luftwurzelbildung nicht verhindert werden: die Paraffinschicht wurde von den Wurzeln durchbrochen und außerdem vom Aerenchym gesprengt.

Den gleichen Einfluß der Schwerkraft zeigten geringelte Sprosse, die horizontal in Wasser befestigt waren, wie in der Figur abgebildet wurde. Unter der Ringwunde traten fast keine Wurzeln auf und auch die Aerenchymbildung war sehr unbedeutend. Dagegen sieht man eine Luftwurzelanhäufung gerade oberhalb der Wunde; auch hier bildeten sich die Luftwurzeln nur auf der Oberseite. Daß auch unter der Wunde noch einige Wurzeln auftraten, muß wohl dem Vorhandensein von intra-xylaren Phloemteilen zugeschrieben werden.

Eine Erklärung für diese merkwürdige Schwerkraftwirkung wird wohl schwer zu finden sein. Im Anfang glaubte ich, daß man es hier mit einer von der Schwerkraft beeinflußten Differenzierung der Wurzelanlagen zu tun hätte: an der Oberseite könnten demzufolge nur negativgeotropische Wurzeln entstehen, die dabei lufthaltig wären. Aber als nach einer Umdrehung um 180° (s. S. 255) neue Luftwurzeln auftraten, konnte diese Hypothese nicht aufrecht erhalten werden. Niemals waren an intakten Sprossen Wurzelanlagen gefunden worden und außerdem war die Wurzelbildung in der horizontalen Lage eine viel stärkere als bei vertikal in Wasser gestellten Zweigen.

Versuche mit Jussieua suffruticosa lieferten nichts wesentlich Neues. In Wasser entstanden Aerenchym und lange, bis an die Wasseroberfläche weiterwachsende negativ-geotropische Luftwurzeln. Auch wurden Ringelungsversuche angestellt. Im Gegensatz zu Jussieua Sprengeri konnten sich die abgetrennten Blätter von Jussieua suffruticosa in Wasser bewurzeln; auch aus diesen Adventivwurzeln konnten Luftwurzeln als Seitenwurzeln entstehen.

Gasanalysen.

Um die Bedeutung der Luftwurzeln von Jussieua für die Atmung dieser Pflanze nachweisen zu können, schien es mir erwünscht, die Zusammenstellung der in diesen Wurzeln erhaltenen Luft und im be-

sonderen den Sauerstoffgehalt genauer kennenzulernen. Martins (1866) gibt folgende Mittelwerte:

für Jussieua grandiflora 87,5 Vol. Stickstoff und 12,5 Vol. Sauerstoff
„ Jussieua repens 86,3 „ „ „ 13,7 „ „

Welche Methode er zu diesen Bestimmungen angewandt hat, ist mir unbekannt, da die ursprüngliche Literatur mir leider nicht zugänglich war. Schenck berichtet über eine von Herrn Dr. Immendorf ausgeführte Analyse von aus dem Aerenchym von Lythrum salicaria ausgepreßter Luft, die etwa 30% Sauerstoff enthielt.

Ich benutzte zu den Gasanalysen einen einfachen von Jordan konstruierten Apparat, der im Utrechter Institut für vergleichende Tierphysiologie zu solchen Zwecken verwendet wird[1]).

Aus einer Luftwurzel konnte ich durch einen geringen Druck mit den Fingern sehr leicht eine Gasblase entweichen lassen, die ich dann unter Wasser in dem kleinen glockenförmig erweiterten unteren Teil der Gaspipette aufzufangen versuchte. Die Länge der Luftblase wurde dann genau gemessen in dem 20 cm langen Kapillarrohr; darauf wurde die Luftblase in einer von Jordan vorgeschriebenen reduzierenden Lösung so lange geschüttelt, bis aller Sauerstoff absorbiert worden war, wonach die Länge der jetzt sauerstofffreien Luftblase abermals gemessen wurde. Aus der Differenz der beiden Messungen war dann der Sauerstoffgehalt sehr einfach zu berechnen. Nach den Angaben von Jordan u. Schwarz ist die mit dieser Gaspipette erreichbare Genauigkeit ziemlich groß; in meinen Versuchen traten aber bei zwei aufeinanderfolgenden Analysen Abweichungen auf von 1,3%, manchmal sogar von 6,7%.

Nebenbei wurde auch der Luft- und Sauerstoffgehalt des Wassers bestimmt. Dazu wurden jedesmal 100 ccm Wasser ausgekocht, und die in 10 Minuten entweichende Luft aufgefangen und gemessen. Mit der Gaspipette wurde dann in der oben angegebenen Weise der Sauerstoffgehalt bestimmt. Einige dieser Analysen wurden schon angeführt (S. 254), als es sich um den Unterschied zwischen ausgekochtem und durchlüftetem Wasser handelte.

Die Analysen wurden an schwimmenden und vertikalen Luftwurzeln von Jussieua repens und Ludwigia repens und an vertikalen Luftwurzeln

---

1) Eine Beschreibung dieser Gaspipette geben Jordan u. Schwarz, Pflügers Archiv, Bd. 185, 1920, S. 311. Die von mir benutzte Pipette wurde von der Firma Lautenschläger in München angefertigt.

von Jussieua Sprengeri ausgeführt. Einige Mittelwerte sollen hier angeführt werden.

Versuchsdatum	Versuchspflanze	Sauerstoffgehalt %
18. III.	Juss. Sprengeri	20,4
25. III.	„ „	20,0
2. X.	„ „	21,9
12. VII.	Juss. repens	21,4
24. VIII.	„ „	21,4
24. VI.	Ludwigia repens	18,5

Aus diesen Zahlen geht hervor, daß im allgemeinen keine allzu großen Abweichungen von dem Sauerstoffgehalt der atmosphärischen Luft anzutreffen waren (20,94% nach den Angaben von Krogh, 1919).

In der nachstehenden Tabelle sind die Versuchsresultate mitgeteilt von Analysen, welche einige Tage nacheinander an Luftwurzeln von in einem Wasserbassin im Freien kultivierten Ludwigia repens-Pflanzen ausgeführt wurden. Ludwigia repens bildete im Sommer 1926 in diesem Bassin sehr viele Luftwurzeln, die teils vertikal aus dem Schlamm hervorwuchsen, teils an schwimmenden plagiotropen Sproßen entstanden. Zu gleicher

Analyse		Temperatur des Wassers	Sauerstoffgehalt der Luftwurzel %	Sauerstoffgehalt des Wassers %	Theoretisch n. Landolt-Börnstein %
31. VIII.	9 a. m.		19,8	41,0	—
	3 p. m.	Sonne!	28,7	49,9	—
	7 p. m.		19,0	—	—
1. IX.	9 a. m.	24° C	18,6	37,7	33,86
	3 p. m.	33° C	28,0	47,6	33,47
2. IX.	9 a. m.	27° C	18,3	35,6	33,73
	3 p. m.	32° C	27,8	40,0[1])	33,52
	7 p. m.	31° C	21.2	36,7	33,56
3. IX.	9 a. m.	25° C	19,8	36,5	33,82
	3 p. m.	25° C	19,1	39,3	33,82
	7 p. m.	25° C	16,9[1])	—	—
4. IX.	9 a. m.	25° C	20,5	39,8	33,82
20. IX.	10 a. m.	23° C	20,0	—	—
	3 p. m.	30° C	22,7	—	—
21. IX.	9 a. m.	20° C	18,8	—	—
	3 p. m.	29° C	22,6	—	—

1) Diese Zahlen kommen mir jetzt beim Zusammenschreiben nicht richtig vor, vielleicht hat man es hier mit einem Versuchsfehler zu tun. Leider ist in diesen Fällen nur eine Analyse gemacht worden, während sonst mehrere angestellt wurden, die keine allzugroßen Abweichungen ergaben.

Zeit wurde die Temperatur des Wassers (das sich infolge der für diese Jahreszeit starken Besonnung bedeutend erwärmte) und dessen Sauerstoffgehalt bestimmt. Aus der Tabelle geht hervor, daß der Sauerstoffgehalt der Luftwurzeln ebenso wie der des Wassers mit steigender Temperatur zunimmt, während der Sauerstoffgehalt von bei dieser Temperatur mit Luft gesättigtem Wasser nach den Angaben von Landolt-Börnstein (5. Aufl. 1923) abnehmen sollte, wie man aus den Zahlen der letzten Spalte ablesen kann.

Der gemeinte Widerspruch findet eine Erklärung in der Mitteilung von Zuntz (1900), wo er eine sehr starke Sauerstoffanreicherung des Wassers beschreibt infolge der starken Assimilation von Wasserpflanzen im Sonnenlicht. „Es war also im letzten Falle eine Sauerstoffsättigung eingetreten, wie sie bei der sommerlichen Temperatur etwa im Ausgleich mit einer 60% O führenden Atmosphäre zustande kommen konnte." (Zuntz, 1900, S. 312.)

Eine sehr starke Sauerstoffanreicherung des Wassers und infolgedessen auch der in den Luftwurzeln enthaltenen Luft konnte ich feststellen bei einer Jussieua repens-Kultur in einem Glaszylinder im Versuchstreibhaus. Stengel und Wurzeln dieser Pflanzen waren am Ende des Versuches, als die Analysen ausgeführt wurden, mit einer dichten grünen Algenmasse überwachsen, die tagsüber so stark assimilierte, daß der Sauerstoffgehalt des Wassers auf 66,7% stieg. Ebenso wie in der anderen Tabelle (S. 258) sank der Sauerstoffgehalt über Nacht so stark, daß die Luftwurzeln am Morgen ebensoviel Sauerstoff enthielten als die atmosphärische Luft.

Versuchs-datum	Analyse	St.	Sauerstoffgehalt der Luftwurzel %	Luftgehalt 100 ccm Wasser ccm	Sauerstoffgehalt dieser Luft %
12. V. 26	17. VI.	9,30	18,5	—	—
	19. VI.	11,30	42,5	—	—
	19. VI.	2 p. m.	48,2	3,8	66,7
	24. VI.	8 a. m.	19,3	—	—

Besonders deutlich geht der Parallelismus zwischen Sauerstoffgehalt des Wassers und der Luftwurzeln aus dem an einem regnerischen Tage (3. IX.) angestellten Versuch hervor. Die Wassertemperatur blieb dabei ungefähr konstant und ebenso der Sauerstoffgehalt der Luftwurzel (wenn man von der zu kleinen letzten Zahl absieht). Zwar konnte auch bei dieser herabgesetzten Beleuchtung eine Sauerstoffanreicherung des Wassers stattfinden, wie man aus den betreffenden

Zahlen ableiten kann, aber dennoch hatte der Sauerstoffgehalt der Luftwurzel nicht zugenommen. Darin liegt nach meiner Meinung ein Hinweis, daß die Sauerstoffanreicherung der Luftwurzeln als eine Folge der Sauerstoffsättigung des Wassers zustande kommt und also nicht direkt mit der Assimilation der Pflanze zusammenhängt, wie man annehmen müßte, wenn die Luftwurzeln als Sauerstoffspeicher zu betrachten wären. Darin könnten wir ebenfalls einen indirekten Beweis für den Zusammenhang zwischen Stengel und Luftwurzeln erblicken.

Mit der schon oft benutzten Ludwigia repens wurde ein Versuch im Freien angestellt, um womöglich nachweisen zu können, daß der Sauerstoffgehalt der Luftwurzeln im Dunkeln abnimmt. Einige Pflanzen wurden unter einem Dunkelsturz gebracht, der nur für die Entnahme einer Luftblase gehoben wurde. Am 27. IX. kamen die Pflanzen wieder ans Licht.

Analyse	St.	Stunden im Dunkeln	Temperatur des Wassers	Sauerstoffgehalt einer Luftblase %
22. IX.	9,30 a. m.	0	20,6° C	19,6
23. IX.	9 a. m.	24	19,4° C	18,5
24. IX.	9 a. m.	2×24	17,5° C	18,2
27. IX.	3 p. m.	4×24	17,5° C	16,7
29. IX.	11 a. m.	0	15,2° C	16,4

Wirklich war hier eine Abnahme des Sauerstoffgehalts zu beobachten, die aber nicht viel bedeutet, weil nachher im Licht ein noch kleinerer Prozentsatz gefunden wurde. Leider wurde der Sauerstoffgehalt des Wassers nicht zu gleicher Zeit bestimmt, so daß wir aus diesen Zahlen nicht entscheiden können, ob auch diese Abnahme einer gleichzeitigen Sauerstoffabnahme des Wassers entspricht. Eigentlich sollte man meinen, daß der Sauerstoffgehalt ein sehr viel geringerer geworden wäre, wenn die verdunkelte Pflanze daraus geatmet hätte. Es müßten genaue Untersuchungen angestellt werden, um diese Vorstellung beweisen zu können.

Zu einer günstigeren Jahreszeit wurde im Treibhaus ein Versuch ausgeführt mit Juss. repens, in einem Glaszylinder mit Münchener Nährlösung. Auch hier war nur eine ganz geringe Abnahme des Sauerstoffgehalts zu konstatieren.

Analyse	St.	Stunden im Dunkeln	Sauerstoffgehalt einer Luftblase (Mittelwerte) %
12. V.	3 p. m.	0	22,6
14. V.	—	2×24	20,1
18. V.	—	6×24	17,6
Jetzt wieder ans Licht, es entstehen neue Luftwurzeln			
9. VI.	12 m	0	20,0

Über die Bedeutung der Luftwurzeln.

In der Literatur wird allgemein angenommen, daß die lufthaltigen Wurzeln von Jussieua-Arten Atemwurzeln seien. Westermaier (1900) meint sogar: „die untergetauchten, mit einem Aerenchymmantel umhüllten und direkt mit dem Aerenchym ans Wasser grenzenden Pneumatophoren sind hiernach nicht bloß Ein- und Austrittsstelle der Inspirations- und Exspirationsluft, sondern sind die Atmungsorgane selbst, indem sie mit ihrer voluminösen schwammigen Hülle dem Wasser Sauerstoff entziehen". Aus dem Sauerstoffgehalt der Jussieua-Luftwurzeln geht aber schon hervor, daß dem nicht so sein kann. Jost (1887) beschreibt Pneumatophoren bei Palmen und konnte bei diesen Wurzeln den von mir auf S. 250 mitgeteilten Quecksilberversuch mit Erfolg anwenden. Zwar hat Wieler (1898) nachzuweisen versucht, daß den Pneumathoden an Palmenwurzeln keine Bedeutung für die Atmung zukommt. Er glaubt, daß diese Gebilde, ebenso wie das von Schenck nachgewiesene Aerenchym an verschiedenen Wasserpflanzen, lediglich durch das Medium verursachte Wucherungen sind (S. 521). Auch Küster (Path. Pflanzenanatomie, S. 404) stellt sich auf denselben Standpunkt bei der Besprechung der Aerenchymbildung.

Worauf gründet sich nun aber die Meinung, daß den Luftwurzeln von Jussieua eine Bedeutung für die Atmung unterirdischer Organe zukommt? Allererst scheint das Auftreten der vertikalen, negativgeotropischen Wurzeln von Juss. repens und anderer Jussieua-Arten auf eine derartige Bedeutung hinzuweisen: aus dem Schlamm hervortretend, mit den unterirdischen Stengel- und Wurzelteilen zusammenhängend, bis an die Wasseroberfläche wachsend, durch den Luftgehalt weiß und aufgeschwollen, täuschen sie Luftspeicher vor. Aber auch die an Wasser gebundene Entstehung scheint auf einen Zusammenhang mit der Luftarmut dieses Mediums zu deuten. Davor warnte aber Goebel schon, wie auf S. 250 bereits erwähnt wurde. Endlich sieht man in den großen Interzellularräumen der Wasserpflanzen „die Wege,

durch welche mittels des von den chlorophyllhaltigen Teilen gebildeten Sauerstoffs die im Schlamm befindlichen Partien mit Sauerstoff versehen werden". (Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen II, S. 252; vgl. auch Roodenburg, Diss. 1927.) Wenn aber diese luftgefüllten Interzellularräume keinen oder wenigstens keinen direkten Zusammenhang mit den unterirdischen Teilen besitzen, wie es bei den Luftwurzeln von den untersuchten Jussieua-Arten der Fall zu sein scheint (denn auch an Schnitten konnte kein Zusammenhang festgestellt werden), so bleiben für diese Pflanzen nur die im Stengel verlaufenden Luftkanäle übrig.

Von den an der Wasseroberfläche an jungen Sproßteilen von Juss. repens entstehenden Luftwurzeln ist noch viel weniger einzusehen, was sie mit der Atmung der untergetauchten Teile zu tun haben sollten. Vielmehr können diese Organe m. E. die Schwimmfähigkeit dieser Sprosse vergrößern, womit aber nicht gesagt sein soll, daß ich darin etwa eine Entstehungsursache oder Zweckmäßigkeit erblicke. Aus meinen Versuchen geht nach meiner Meinung deutlich hervor, daß der Sauerstoffgehalt der in den Luftwurzeln von Jussieua-Arten enthaltenen Luft mit dem der atmosphärischen Luft übereinstimmt und nur manchmal bedeutend größer wird, infolge der Sauerstoffanreicherung des Wassers, welche schon von Zuntz festgestellt wurde.

Literatur.

von Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg. I, 1889, II, 1891.
—, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1908.
Jordan, H. und Schwarz, Bea, Einfache Apparate zur Gasanalyse und Mikrorespirometrie in bestimmten Gasgemischen, und über die Bedeutung des Hämoglobins beim Regenwurm. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 185, 1920, S. 311.
Jost, Ein Beitrag zur Kenntnis der Atmungsorgane der Pflanzen. Bot. Zeit., Bd. 45, 1887, S. 601.
Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie. 2. Aufl., Jena 1916.
Landolt-Börnstein, Physikalisch-chemische Tabellen. 5. Aufl., Berlin 1923.
Martins, Ch., Sur les racines aérifères ou vessies natatoires des espèces aquatiques du genre Jussieua. Mém. Acad. d. Sc. Montpellier, 1866.
Popoff, M. und Gleisberg W., Stecklingsbewurzelung und Pfropfung nach Stimulation. Zellstimulations-Forschungen, Bd. 1, 1924, S. 99.
Roodenburg, J. W. M., Zuurstofgebrek in den grond in verband met wortelrot. Diss. Utrecht 1927.
Schenck, H., Über das Aerenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 20, 1889, S. 526.

Seliber, G., Variationen von Jussieua repens, mit besonderer Berücksichtigung des bei der Wasserform vorkommenden Aerenchyms. Nova Acta, Abh. d. K. Leop.-Carol. D. Akad. d. Naturf. Halle, Bd. 84, 1905, S. 143.

Westermaier, Zur Kenntnis der Pneumatophoren. Freiburg (Schweiz) 1900.

Wettstein, F., Entwicklung der Beiwurzeln einiger dikotyler Sumpf- und Wasserpflanzen. Beih. Bot. Zentralbl., Bd. 20, Abt. 2, 1906, S. 1.

Wieler, A., Die Function der Pneumathoden und des Aerenchyms. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 32, 1898, S. 503.

Zuntz, N., Über den Kreislauf der Gase im Wasser. Arch. f. Physiol. u. Anatomie, Physiol. Abt. Suppl. 1900, S. 311.

Tafelerklärung.

Tafel III.

Jussieua Sprengeri. Geringelter Zweig, am 28. VII. 1926 horizontal in Wasser. Aufnahme am 13. VIII. 1926.

Über die Gattung Lennoa.

Ein Beitrag zur Kenntnis exotischer Parasiten.

Von **Karl Suessenguth.**

Mit 15 Abbildungen im Text.

Vor 57 Jahren hat H. Graf zu Solms-Laubach (7) seine grundlegende Studie über die parasitische Familie der Lennoaceen veröffentlicht (Abhandlungen der Naturf. Ges. zu Halle, Bd. XI, 1870). Der genannte

Fig. 1. Lennoa madreporoides-Reichei, links ein Exemplar mit sehr großem, kugeligem Blütenstand, rechts eines mit zwei etwas dorsiventralen Blütensprossen. Etwa um $^1/_8$ verkleinert.

Autor hat darin unter anderem den Blütenbau und die Anatomie der parasitischen Gattungen Ammobroma und Lennoa, soweit es ihm an Hand seines Materials möglich war, in ausgezeichneter Weise behandelt. Auch die spärlichen Angaben aus älteren Werken finden sich in seiner Schrift zusammengestellt. Solms hatte teilweise lufttrockene, nicht gepreßte, teilweise gepreßte Exemplare in Händen. Naturgemäß konnten diese, zumal ihnen fast durchgehends die Wurzeln und Haustorien fehlten, nicht in allen Punkten die erwünschten Aufschlüsse liefern. So kommt es, daß die Lennoaceen bis heute nur unvoll-

ständig bekannt sind. Die folgenden Ausführungen sollen die Untersuchungen von Solms in einer Anzahl von Punkten — was die Gattung Lennoa betrifft — weiterführen. Es sei betont, daß im folgenden nur diejenigen Fragen eingehender behandelt werden, die von Solms noch nicht geklärt worden sind.

Die Tatsache, daß seit 1870 keine weitere ähnliche Arbeit sich mit der Familie der Lennoaceen befaßte, liefert allein schon den Beweis, wie selten entsprechendes Material in die Hände der Botaniker gelangt. Die dem Verfasser zur Verfügung stehenden Stücke von Lennoa hatte Herr Prof. Dr. Karl Reiche in Mexiko gesammelt und in Alkohol eingelegt. Die Pflanzen fanden sich nahe dem Orte Tlalpam, etwa 10 km südlich der Hauptstadt Mexiko, auf lehmigem, unbebautem Boden. Für die Überlassung der seltenen Stücke sei Herrn Prof. Reiche auch an dieser Stelle verbindlichst gedankt.

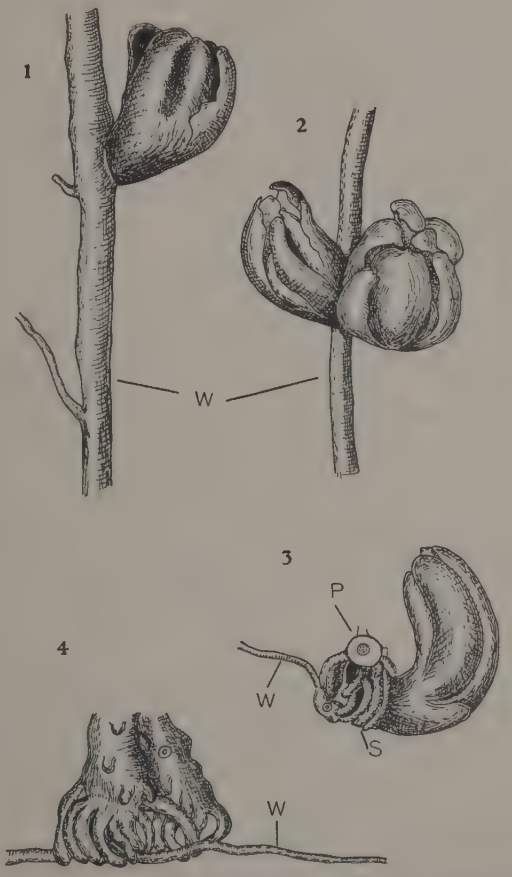


Fig. 2. *1* Lennoa madreporoides-Reichei, junge Pflanze von 7 mm Länge, auf der Wurzel des Wirts (*W*). Vergr. 3,2. — *2* Desgleichen, mit zwei Sprossen nebeneinander. — *3* Junger Trieb, daneben eine Primärwurzel (*P*) mit Seitenwurzeln (*S*). — *4* Sproßbasis mit Wurzeln, diese mit Sekundärhaustorien an der Wurzel (*W*) des Wirtes festsitzend.

Vegetative Organe.

Die mit Schuppenblättern besetzten Sprosse der blühenden Pflanze haben eine Länge von 5—7 cm und sind 1—2 cm dick. Oft kommt nur ein einziger solcher Sproß aus der Wurzel der Wirtspflanze hervor, mit-

unter werden aber auch 2—3 Sprosse nebeneinander beobachtet. Wie diese entstehen, sei erst weiter unten erörtert. Merkwürdig ist, daß diese immerhin starken Stengel auffallend dünnen Wurzeln des Wirtes (Durchmesser 0,5—0,8 mm) ansitzen. Es ist klar, daß eine sehr kleine, einzelne Anheftungsstelle nur bescheidenen Ansprüchen genügt, wenn es sich um die Versorgung des Parasiten mit organischen Stoffen handelt. Tatsächlich liegen auch nur bei jungen — bis ca. 2 cm hohen — Pflanzen die Verhältnisse so, daß die Verbindung zwischen Wirt und Parasit sich auf die ursprüngliche, nur etwas erweiterte Anheftungsstelle des Lennoasprosses beschränkt (Fig. 2, *1* u. *2*). Wächst der Parasit heran, so gehen aus seiner Sproßbasis zahlreiche, sehr dicht gestellte Seitenorgane (Wurzeln) hervor, die ihrerseits auf die Wurzeln der Nährpflanze zuwachsen und an ihrer Spitze Haustorien bilden, die wiederum in die Wurzeln der Wirtspflanze eindringen. Durch diese Organe wird die Berührungsfläche zwischen Wirt und Parasit, durch welche ein Stofftransport stattfinden kann, entsprechend vergrößert. Zuletzt entsteht eine dicht gedrängte Masse, ein ganzes Nest von Saugorganen, von denen sich nur wenige seitlich von den übrigen entfernen, nämlich die, welche benachbarte Wurzeln des Wirtes angreifen. Jede einzelne Wurzel des Parasiten ist noch weit stärker als die Wurzel des Wirtes, welche sie befällt.

Die Anatomie des Sprosses wurde von Solms schon eingehend studiert. Es sind etwa neun größere Leitbündel in einen Kreis gestellt. Sie besitzen ein einigermaßen aktives Intrafaszikularkambium, so daß deutliche Reihen im Xylem und Phloëm hervortreten. Außen verlaufen zahlreiche Blattspurstränge (vgl. Solms, Taf. III, Fig. 2)[1]. Dagegen sind die Wurzeln von Lennoa bisher mangels geeigneten Materials weder morphologisch noch anatomisch genauer beschrieben worden.

Zum Unterschied von den Wurzeln der Gattung Orobanche, mit der sonst manche Übereinstimmungen bestehen, entwickeln die basalen Seitenorgane von Lennoa keine seitlichen Sekundärhaustorien, sondern es dringen, wie erwähnt, die Wurzeltriebe mit apikalen Organen in eine Wirtswurzel ein, und zwar zumeist in dieselbe, der schon die Lennoakeimpflanze ansaß, seltener in benachbarte. Auch handelt es sich bei Lennoa nicht um ein System von Erdwurzeln, wie es für die Orobanchen charakteristisch ist, denn es bleiben nach meinen Beob-

1) Ähnlich gebaut ist der bisher nicht untersuchte Sproß von Pholisma arenarium. Nur die Zahl der Leitbündel ist dort höher; es finden sich ca. 18 starke Stränge. Wie bei Lennoa fehlen Interfaszikularkambien, Kollenchym und Kork. Mark- und Rindenzellen sind erfüllt mit großen rundlichen Stärkekörnern.

achtungen nur wenige Wurzeln des Parasiten in ihrem Wachstum so zurück, daß sie den Wirt nicht erreichen.

In einzelnen Fällen entstehen an den bisher erwähnten basalen Seitenorganen erster Ordnung bei Lennoa noch solche zweiten Grades. Diese stehen, wie es bei Nebenwurzeln gewöhnlich der Fall ist, in Reihen übereinander, und zwar sind es bei Lennoa vier solche Reihen (Fig. 4, *4*). Wenn Platz genug zur freien Entwicklung vorhanden ist, stellen sich alle diese Organe in eine Richtung, sie orientieren sich nach der Wurzel, welche sie später befallen werden, und es entsteht ein regelmäßig gefiedertes Gebilde. Schon Solms (S. 28) vermutete, daß diese Struktur Kunth bewogen hätte, das ihm vorliegende, sehr

Fig. 3. *1* Querschnitt durch eine kräftige Wurzel. Xylem und Protoxylem (*P*) punktiert, Phloëm einfach umrandet. Vergr. 20. — *2* Querschnitt durch eine Seitenwurzel. Xylem schwarz, Phloëm einfach umrandet. Vergr. 20. — *3* Leitbündelstrang aus einer Seitenwurzel, quer. Xylem stark ausgezogen.

dürftige Exemplar von Lennoa als Corallophyllum zu bezeichnen. Es unterlief Kunth dabei offensichtlich der Irrtum, daß er dieses Wurzelsystem für ein Blatt ansah.

Fehlt es an Raum zur freien Entwicklung, so entsteht allerdings kein so wohlgeformtes Gebilde von Seitenwurzeln, sondern ein ± wirrer Zopf.

Die Stellung der Seitenwurzeln in vier Reihen geht sicher ursprünglich auf das Vorhandensein von vier Leit„bündeln" (denn es handelt sich bei den Wurzeln von Lennoa nicht um eine radiale Wurzelstruktur der gewöhnlichen Art mit radial gestellten Xylemplatten) in der zugehörigen ausgewachsenen Wurzel erster Ordnung zurück. Allerdings

liegen dort in der Regel nicht vier einzelne Fibrovasalstränge vor, sondern vielfach ca. 16, oder ca. 8, die nur manchmal in vier undeutlichen Gruppen zu je vieren bzw. zweien angeordnet sind.

Über die Anatomie der Wurzeln erster Ordnung geben Querschnitte (Fig. 3, *1*) die entsprechenden Auskünfte: die parenchymatischen Außenschichten enthalten viel Stärke, eine Abgrenzung zwischen einer Wurzelrinde und einem Zentralzylinder läßt sich nicht nachweisen. In der Mitte liegen die kollateralen Leitbündel; sie besitzen ein deutliches faszikulares Kambium, dessen relative Aktivität durch die Reihenanordnung im Phloëm und Xylem bewiesen wird. An der Innenseite der Xylemteile trifft man in vielen Fällen eigentümlich angeordnete Protoxylempartien, die teilweise seitlich von der dem Mark zugewendeten Seite des Xylems abgehen und zusammen einen mehrfach unterbrochenen Kreis bilden.

Dieses, vorliegendenfalls aus Tracheiden bestehende Protoxylem wird indes nicht immer angetroffen und der Wurzelquerschnitt zeigt dann lediglich einen Kreis kollateraler Leitbündel. Oder die Protoxylemgruppen sind auf dem entsprechenden Kreis unregelmäßig verteilt, so insbesondere in der Nähe der Ansatzstelle der Lennoawurzel an diejenige des Wirtes.

Das Mark ist stärkefrei und enthält in seiner Mitte eine oder einige kleine Gruppen englumiger unverholzter Zellen, deren anatomische und physiologische Bedeutung dahingestellt bleiben muß.

Die Seitenwurzeln zweiter Ordnung entstehen exogen aus denen ersten Grades. Ihr ebenfalls stärkefreier „Zentralzylinder“ ist im Verhältnis kleiner als der der Primärwurzeln. Ihr Rindenparenchym führt sehr kleinkörnige Stärke, eine Endodermis besitzen sie gleichfalls nicht. Es treten meist Abzweigungen von zwei Leitbündeln der Wurzel erster Ordnung in sie ein. Der Querschnitt läßt drei oder vier, sehr undeutlich voneinander abgegrenzte Xylemgruppen erkennen, die oft einen kleinen Markkörper zwischen sich einschließen, manchmal wird aber auch die Mitte von Tracheiden eingenommen. Auch die Phloëmgruppen sind nicht immer so scharf voneinander getrennt, wie es Fig. 3, *2* zeigt. Die Kambialteilungen setzen in kreisförmigem Umriß ein, nicht wie bei typischen Wurzeln in sternförmigen.

Die Organe sind also sehr einfach gebaut, eine radiale Anordnung von Xylem und Phloëm tritt nicht hervor. Typische Wurzelhauben sind an den Spitzen der Seitenwurzeln nicht vorhanden. Das Meristem liegt ganz vorn; in der Fortsetzung des „Zentralzylinders“ ist es sehr kleinzellig, in der Wurzelrinde, also am Scheitel, besteht es aus relativ großen

Zellen, von denen aber nur die äußersten und vordersten hie und da absterben. Zur Ausbildung einer an Zellteilungen erkennbaren, ringförmigen Wachstumszone hinter der Spitze kommt es nicht, Wurzelhaare fehlen (Fig. 4, *5*). Die Verhältnisse liegen bei Lennoawurzeln also ganz ähnlich wie bei denen von Orobanche. Doch scheint dort noch die

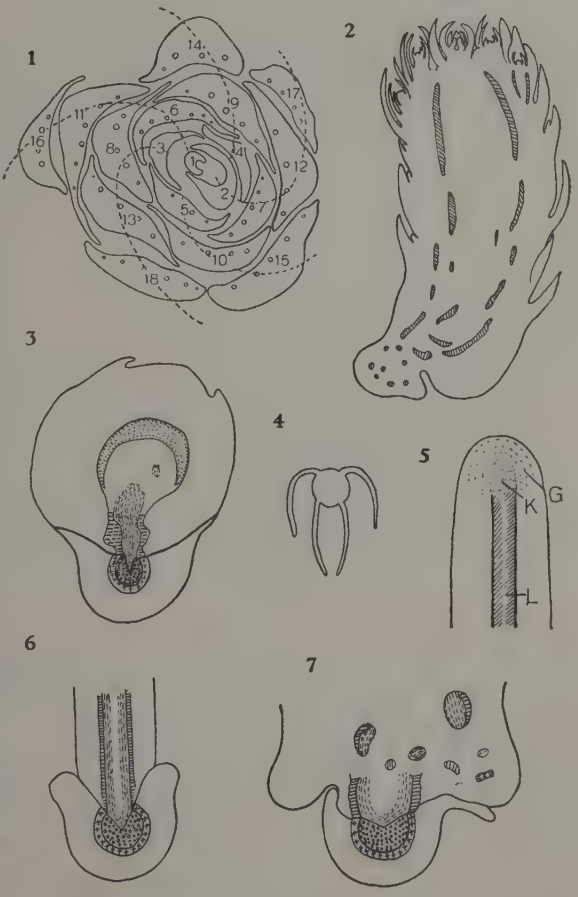


Fig. 4.

1 Querschnitt oberhalb des Sproßscheitels einer jungen Pflanze geführt. Vergr. 10. — *2* Schematischer Längsschnitt durch eine junge Pflanze von 2,5 cm Länge mit Anlagen der Teilinfloreszenzen. — *3* Längsschnitt durch die Keimpflanze (Knöllchenstadium), welche der Wirtspflanze aufsitzt. Punktiert: Meristem; quer gestrichelt: Phloëm; längsgestrichelt: Xylem des Parasiten; Kreuze: Phloëm, kleine Kreise: Xylem des Wirtes. Vergr. 31. — *4* Schema der Anordnung sekundärer Wurzeln an der primären. — *5* Schema für den Bau der Wurzelspitze. *G* großzelliges, *K* kleinzelliges Meristem, *L* zentraler Leitbündelstrang. — *6* Schema für ein sekundäres Wurzelhaustorium. Vergr. 62. Bezeichnungen wie bei *3*. — *7* Schema für ein primäres Haustorium einer Pflanze von 7 mm Länge. Bezeichnungen wie bei *3*.

Andeutung einer Wurzelhaube vorhanden zu sein, denn L. Koch (Die Entwicklungsgeschichte der Orobanchen, Heidelberg 1887) spricht bei den Wurzeln von Orobanche speciosa von einer schwachen apikalen Decke, und ähnlich äußert sich Hovelacque (vgl. auch Goebel, Organographie III, 1923, S. 1311). Während von Goebel der Bau der Orobanchewurzeln als radial angegeben wird (S. 1312), lassen die Ab-

bildungen bei Koch, Taf. X, Fig. 14 und Taf. XI, Fig. 11, keine deutlich radiale Anordnung erkennen. Bei Orobanche sowohl wie bei Lennoa sind die Nebenwurzeln exogenen Ursprungs.

Man könnte nun fragen, ob die beschriebenen Seitenorgane erster Ordnung bei Lennoa mit morphologischem Recht als Wurzeln bewertet wurden. Der anatomische Bau: Fehlen einer Endodermis, Anordnung der Leitbündel, spricht zunächst nicht dafür. Den beschriebenen, meist vorhandenen inneren Kreis von Protoxylemgruppen kann man vielleicht als einen rudimentären Komplex mit den Siebteilen alternierender Protoxylempartien auffassen und so eine ursprünglich radiale Anordnung annehmen. Entwicklungsgeschichtlich kann diese Annahme aber nicht gestützt werden, dazu ist die Anordnung des Protoxylems von Anfang an zu unregelmäßig. Auch der Umstand, daß die Seitenorgane exogen ihren Ursprung nehmen, trägt nicht dazu bei, die Vorstellung, es handle sich hier um Wurzeln, zu stützen. Man muß indes berücksichtigen, daß auch bei Orobanche die Wurzeln an der Knolle fast exogen entstehen; der Teilungsherd liegt nach Koch unmittelbar unter der Epidermis der Knolle.

Die basalen Organe von Lennoa als Sproßausläufer zu deuten, ist indes, trotz der angeführten Eigentümlichkeiten und trotz des Fehlens einer Wurzelhaube unmöglich, und zwar nicht nur im Hinblick auf die anatomischen Verhältnisse bei Orobanche. Denn es treten keine Blattschuppen an den genannten Organen auf und die Anordnung der Seitentriebe erfolgt in vier Reihen, wie bei Wurzeln mit tetrarchem Zentralzylinder.

In einer Abhandlung über die halbparasitische Santalaceengattung Comandra gibt neuestens E. H. Moss (New Phytologist, **25**, 1926, S. 264 ff.) an, die Rinde der Wurzeln entstehe zwar exogen, der Zentralzylinder aber endogen aus Gewebe, welches innerhalb der Endodermis des Mutterorgans liege. Eine ähnliche Feststellung bei Lennoa zu machen, ist jedoch nicht möglich, weil bei dieser Pflanze keine Endodermen vorkommen.

Haustorien. Über die Haustorien ist zu berichten: die primären entstehen bei der Keimpflanze an der Basis des Knöllchens, die sekundären normalerweise an der Spitze der Wurzeln (nicht wie bei Orobanche seitlich). Nach Erreichung der Wirtswurzel dringt ein Fortsatz des Lennoagewebes zunächst in die Wurzelrinde des Wirtes ein, die Nährwurzel wird dabei aufgespalten (vgl. Fig. 4, *3*). Eine keilförmige Masse von Lennoatracheiden zwängt sich sodann in das Xylem der Wirtswurzel und erreicht meist den Mittelpunkt des markfreien Zentral-

zylinders. Weder Phloëm noch andere parenchymatische Elemente des Lennoahaustoriums beteiligen sich an dem letztgenannten Vorgang. Der Winkel, den der Haustoriumsektor im kreisrunden Zentralzylinder der Wirtswurzel ausfüllt, ist verschieden groß: die Lennoakeimpflanze bildet einen Keil von ca. 30° Öffnung, Wurzelhaustorien dagegen drängen das Xylem des Wirtes um 60° (Fig. 4, *6*), primäre Haustorien blühender Sprosse um 130—140° auseinander (Fig. 4, *7*).

Das Lennoaxylem ist an seinen mit quergestellten Tüpfeln versehenen Tracheiden stets sehr leicht in den Geweben des Wirtes zu erkennen. In Ausnahmefällen werden von Lennoawurzel-Haustorien mehrere Sektoren in den Holzkörper der Wirtswurzel getrieben. Ob die Haustorien endogen oder exogen entstehen, konnte ich nicht ermitteln.

Man hätte daran denken können, Lennoa entwickle in den Wurzeln des Wirtes ähnlich wie Rafflesia einen „Thallus", der im Innern der Nährwurzel fortwachsend an entfernteren Stellen wieder hervorsproßt und dort extramatrikal einen neuen Sproß bildet, der demnach mit dem Ausgangssproß organisch verbunden ist. Querschnitte durch die Wirtswurzeln, welche in den Regionen zwischen jungen Lennoapflanzen, die derselben Nährwurzel aufsitzen, geführt werden, beweisen jedoch einwandfrei, daß solche „Thallusstränge" nicht vorkommen.

Es sei noch erwähnt, daß niemals Myzelien eines Pilzes in den basalen Organen von Lennoa angetroffen wurden.

Schuppenblätter.

Der Sproß von Lennoa trägt zahlreiche Schuppenblätter, deren Stellung aus Fig. 4, *1* hervorgeht. Der Schnitt war geführt etwas oberhalb des Sproßvegetationspunktes einer jungen Pflanze von 7 mm Länge. An älteren Exemplaren, die schon größere Blüten entwickelt haben, ist es naturgemäß nicht mehr möglich, die Stellung der Schuppen genau zu bestimmen. Diese Organe sind spiralig angeordnet; in Fig. 3, *1* sind fünf Parastichen eingezeichnet. Zur Charakterisierung der Divergenz muß man mindestens $^5/_{13}$ angeben. Ein Bruch mit höherem Nenner ($^8/_{21}$, $^{13}/_{34}$) würde jedenfalls die tatsächlichen Verhältnisse noch besser kennzeichnen, doch war eine entsprechend große Organzahl auf einem einzelnen Schnitt nicht zu erreichen.

Auf ihrer Außenseite tragen die Schuppen des Sprosses außer zahlreichen Spaltöffnungen viele einfach gebaute Köpfchenhaare, meist bestehend aus einer Stielzelle und einer Köpfchenzelle; in seltenen Fällen gliedert sich letztere durch zwei senkrecht zueinander gestellte

Längswände in vier Zellen. Eine Vorstellung vom Bau der Spaltöffnung gibt Fig. 5, *2*. Auf der glatten Innenseite der Schuppe werden weder Stomata noch Haare ausgebildet. Auf dem Schuppenquerschnitt sind stets mehrere (zirka sieben) dünne Leitbündel anzutreffen; davon sind die mittleren etwas schwächer entwickelt als die äußeren. Eine Leitbündelscheide ist nicht vorhanden, die Anordnung der Elemente innerhalb des Leitbündelquerschnittes ist wenig charakteristisch: der Blattaußenseite zugewendet liegt das Protophloëm (Fig. 5, *1* unten), ein Kambium fehlt, die wenigen Tracheiden sind ziemlich unregelmäßig verstreut, eigentliche Siebröhren mit Siebplatten fehlen. Das Leitbündel ist also sehr reduziert.

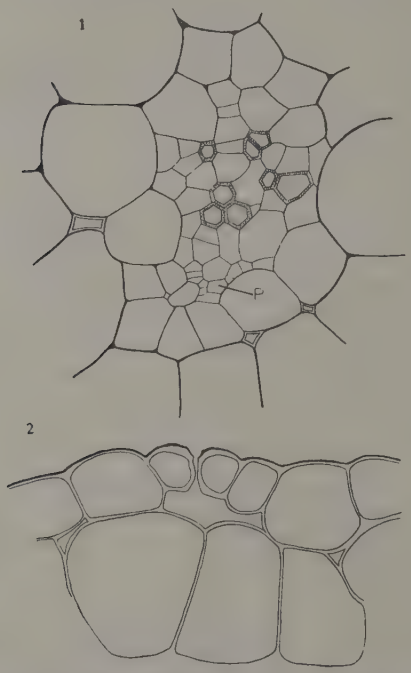


Fig. 5. *1* Querschnitt durch ein Leitbündel des Schuppenblattes. *P* Protophloëm. Vergrößerung 280. — *2* Querschnitt durch eine Spaltöffnung des Schuppenblattes. Vergr. 280.

Die vorhandenen Tracheiden weisen quergezogene einfache Tüpfel auf, die etwas höher sind wie die in den Tracheiden des Sprosses und der Wurzeln. Typisches Kollenchym fehlt. Wo drei benachbarte Mesophyllzellen zusammenstoßen, sind die drei oder viereckigen Zwischenräume nicht ganz von Wandsubstanz erfüllt, sondern es bleibt in der Mitte ein Hohlraum (Fig. 5, *1*), ähnlich wie in dem obersten scheibenförmig verbreiterten Sproßteil von Ammobroma, für den Solms, Taf. III, Fig. 7, eine Zeichnung gibt.

Junge Pflanzen von Lennoa waren bisher noch nicht beschrieben worden. Zunächst sei daher auf die Fig. 2, *1* u. *2*, verwiesen. Es sind hier zwei Stücke von Wirtswurzeln abgebildet: das eine trägt eine ca. 7 mm lange junge Lennoa mit einem Sproß, das andere eine ebensolche mit zwei Sprossen, die aus einem „Protokorm" hervorgegangen sind. Alle Sprosse tragen Schuppenblätter, die im Verhältnis zur Achse sehr groß sind (später kehrt sich das Verhältnis um). Wurzeln sind noch nicht angelegt, über die Anlage der ersten Blüte vgl. S. 278.

Die Keimung selbst konnte auch vom Verfasser mangels geeigneter Stadien nicht verfolgt worden. Nach langem Suchen wurde jedoch eine schöne Keimpflanze gefunden, die wesentlich jünger als die eben genannten war. Es handelte sich um ein glattes kugeliges Gebilde von ca. 1 mm Durchmesser, zweifellos das „Knöllchen", welches aus dem Scheitel des Keimfadens nach Erreichung der Wirtswurzel entstand. Von einem Samenrest oder dem Rest eines Keimfadens war allerdings nichts mehr zu bemerken. Schuppenblätter waren noch nicht vorhanden. Jedenfalls ähnelt dieses Stadium wiederum dem entsprechenden von Orobanche einigermaßen (Koch, Fig. auf Tafel V). Der Längsschnitt (Fig. 4, *3*) ließ eine gebräunte, abgestorbene Außenschicht erkennen, sowie eine massige, stärkeführende „Rinde". Die Keimpflanze hat bereits einen keilförmigen Senker in den Zentralzylinder der Wirtswurzel getrieben. Das Gewebe der Lennoa ist hier wie bei allen Haustorien der Pflanzen sehr leicht durch die charakteristisch getüpfelten Tracheiden von dem der Wirtspflanze zu unterscheiden. Der Senker im Zentralzylinder der Wirtspflanze besteht aber nur aus Xylem (zum Unterschied von Orobanche, wenn Kochs Figuren z. B. Taf. V, Fig. 12 zutreffen).

Die Lage von Xylem und Phloëm ist aus der Figur ersichtlich, im Scheitel des Zentralzylinders liegt ein — im Längsschnitt sichelförmig entwickeltes — Meristem, das zweifellos bestimmt ist, den Blütensproß, der demnach wie bei Orobanche endogen entstehen wird, zu bilden. Unter Umständen gehen aus der anfangs vorhandenen „Knolle" auch 2—3 Sprosse hervor.

Anatomische Bemerkungen. Im Xylem aller Organe herrschen tracheidale Elemente mit stark quergezogenen schmalen Tüpfeln (Tracheiden) vor. „Perforationen", wie Solereder in der „Systematischen Anatomie der Dikotyledonen" (Stuttgart 1899) schreibt, finden sich nicht. In wenigen Fällen wurden im Xylem von Wurzeln in den Tracheiden schwach behöfte Tüpfel angetroffen. Von Treppentracheiden kann man bei Lennoa nicht sprechen, weil die Tüpfel nicht in regelmäßigen Reihen angeordnet sind. Nur in den zuerst angelegten Teilen des Protoxylems sind im allgemeinen Spiral- und Ringverdickungen zu sehen; eine Ausnahme machen die Leitbündel der Korolle, in denen Verdickungen der genannten Art auffallend hervortreten.

Meiner Beobachtung nach kommt es nirgends zur Ausbildung von Tracheen. — Im Siebteil habe ich an keiner Stelle typische Siebplatten auffinden können.

Die Spaltöffnungen haben keine charakteristischen Nebenzellen. Endodermen fehlen.

Entwicklung und Bau des Blütenstandes.

Über die Entwicklung des Blütenstandes von Lennoa war bisher nur sehr wenig bekannt. Solms äußert sich (S. 24) folgendermaßen: „bei der außerordentlichen Aneinanderdrängung aller Teile und Verzweigungen ist es in den noch blühenden Teilen verhältnismäßig schwierig, etwas Genaueres über der Einzelblüten Anordnung und Stellung zu erkennen. Später, gegen die Fruchtreife hin, wenn sich durch nachträgliche Dehnung aller Achsenglieder die gesamte Infloreszenz ein wenig lockert, wird es deutlich, daß ihre blütentragenden Endverzweigungen aufs exquisiteste die Charaktere des Wickels darbieten . . ."

Der entwicklungsgeschichtliche Beweis hierfür wurde von Solms nicht gegeben. — Die Gesamtinfloreszenz nennt Solms rispenartig mit endständigen, blütentragenden Wickeln, sowie vielleicht auch Doppelwickeln. Die Angaben von Solms (S. 24), „das Ende der Scheinachse wird von einem Büschel steriler Brakteen gebildet" und „die obersten und jüngsten Glieder verkümmern zumeist vollkommen", konnte ich an meinem Material nur an einer einzigen Pflanze bestätigt finden. Alle übrigen Exemplare zeigten am Sproßscheitel keine Verkümmerung der Teilinfloreszenzen bzw. Blüten. Betrachten wir zunächst die zahlreich vorhandenen Teilinfloreszenzen: sie stehen in den Achseln der schuppenförmigen Tragblätter. Wie Fig. 9, *2* zeigt, ist tatsächlich die Anordnung in diesem Fall typisch wickelig. In zahlreichen anderen Fällen wurden bei gut entwickelten Pflanzen aber auch Doppelwickel beobachtet. Dabei ist charakteristisch, daß der zweite Wickel bei letztgenannter Anordnung stets erst nachträglich, d. h. bedeutend später als der erste zur Ausbildung gelangt. Die Förderung zum Doppelwickel hängt augenscheinlich nicht mit der Stellung innerhalb der Gesamtinfloreszenz, sondern mit den in größerer Menge zur Verfügung stehenden Baustoffen zusammen.

Der Aufbau des Gesamtblütenstandes, welcher bis 5,5 cm Durchmesser (Fig. 1, links) erreichen und hunderte von Einzelblüten einschließen kann, ist nicht leicht zu ermitteln. Solms nahm, wie erwähnt, eine rispige Struktur an. Doch war auch diese Annahme nicht entwicklungsgeschichtlich gestützt.

Bei der engen Zusammendrängung der Teilblütenstände auf dem Scheitel des fleischigen Sprosses (Fig. 6 u. 7) und deren Überdeckung durch zahllose Trag- und Kelchblätter erwies es sich zunächst als unmöglich,

durch Aufpräparieren der Spitzen von 3—4 cm langen Sprossen einen genügenden Einblick in den Gesamtaufbau zu gewinnen. Bei Zuhilfenahme von Mikrotomschnitten (vgl. Fig. 6) stellte sich heraus: Der Sproß trägt in der Mitte des Scheitels eine Endblüte (*T*), die in einem gewissen Stadium von allen scheitelständigen und benachbarten Blüten am weitesten gefördert ist. Diese Endblüte ist in einem fast zum Kreis geschlossenen Bogen umgeben von kleineren Blüten verschiedenen Entwicklungsgrades. In der Fig. 6 ist durch gestrichelte Linien angegeben, wie diese Blüten zusammenzufassen sind, je zwei, eventuell drei gehören zu einer wickeligen Teilinfloreszenz. Die rechte Blüte ist in der Figur jeweils die ältere, die linke die jüngere.

Fig. 6. Querschnitt durch den Scheitel der Gesamtinfloreszenz einer jungen Pflanze. *T* Terminalblüte. Schwarz: Tragblätter der Teilinfloreszenzen. Schraffiert: Kelchblätter. Mit starkem schwarzen Rand: das erste Vorblatt jedes Wickels. Sonstige Blattorgane (Korolle, α- und β-Vorblatt der 2. Blüte jedes Wickels und morphologisch unbestimmbare) nicht besonders kenntlich gemacht. *L* „leerer" Sektor. Grenzen der Teilinfloreszenzen gestrichelt.

Die wickeligen Teilblütenstände, die auf dicken Stielen sitzen, werden also im gezeichneten Falle — zumindestens anfangs — sämtlich nach links hin entwickelt. (Ältere Teilinfloreszenzen an gut ernährten Pflanzen gehen zur Entfaltung von Doppelwickeln über.) Somit läge eine dichttraubige bis doldentraubige Gesamtinfloreszenz mit gestielten wickeligen Teilblütenständen vor. Bei besonders kräftigen Pflanzen entstehen an den Stielen der basalen Teilinfloreszenzen, in der Achsel kleiner Schuppenblätter, unterhalb des sonst allein vorhandenen Endwickels, wiederum 1—2 Wickel auf kurzen Stielen, und zwar in

absteigender Reihenfolge, so daß man mit Solms in diesem Fall von einem rispigen Gesamtblütenstand sprechen kann.

Vom Aufbau dieser nur an den Stielen basaler Seitenachsen auftretenden kleinen Teilblütenstände gibt Fig. 10, *5* u. *6* eine Vorstellung. Während das Tragblatt (*T*) normal gebaut ist, ist das Vorblatt der ersten Blüte (*I*) — in der Figur mit *V* bezeichnet — spiralig gekrümmt und überdeckt den Teilblütenstand. Die dem Tragblatt des Teilblütenstandes (*T*) zugekehrte Blüte (*II*) hat kein eigenes Tragblatt mehr, in der Achsel ihres Vorblattes setzt die Bildung des Wickels ein.

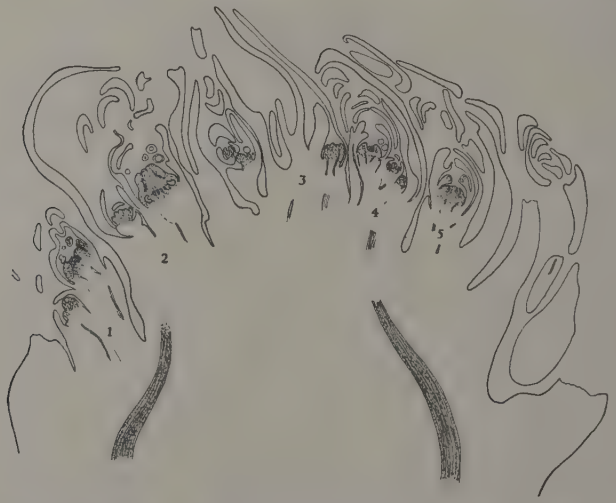


Fig. 7. Gesamtblütenstand längs. Eine Unterscheidung der einzelnen Trag- und Vorblätter nicht möglich. Fünf Teilblütenstände (*1*—*5*) getroffen. Vergr. 7.

Daß solche spätangelegten Teilblütenstände ihre Blüten bis zur Fruchtreife entwickeln, halte ich übrigens auf Grund meines Materials für unwahrscheinlich.

Da die Endblüte der Gesamtinfloreszenz stets am weitesten gefördert ist, liegt zunächst die Annahme nahe, auch die Entwicklung der Gesamtinfloreszenzen schreite von oben nach unten fort, indem allmählich in der Achsel immer tiefer stehender Schuppenblätter Knospen zu wickligen Teilblütenständen werden. Die Schuppenblätter stehen ja, wie oben gezeigt, in spiraliger Stellung um den Vegetationspunkt.

Die Quer- und Längsschnitte durch Sprosse von 3—4 cm Länge, deren Blütenstand noch unentfaltet innerhalb der Schuppenblätter liegt, konnten jedoch die Auffassung, die Entwicklung des Gesamtblüten-

standes schreite von oben nach unten fort, nicht bestätigen. Denn die weiter von der Terminalblüte abstehenden Blüten sind offensichtlich älter als die näher stehenden (Fig. 6). Hier lag also zunächst noch ein morphologischer Zwiespalt vor, denn es erschien schwer vorstellbar, daß ein razemöser Blütenstand zunächst die Endblüte entwickelt, die Weiterentwicklung aber dann von unten gegen den Scheitel hin fortschreitet. — Es bedarf kaum der Erwähnung, daß es nötig war, zahlreiche Mikrotomschnitte mit den Bildern, welche die Präparation ergab, zu vergleichen.

Es fragte sich zunächst, ob die Tragblätter, wie sie in der schematischen Fig. 9, *I* gezeichnet wurden, alle schon vorhanden waren, als der Vegetationspunkt der Gesamtinfloreszenz sich zu einer Endblüte umgestaltete. Diese Frage mußte an noch jüngeren Blütensprossen geprüft werden.

Eine Pflanze von 7 mm Länge ergab folgendes Bild: (Fig. 8 links), die terminale Blüte ist noch nicht angelegt, zahlreiche Schuppenblätter umgeben den Scheitel in spiraliger Anordnung. Die jüngsten Schuppenblätter sind jedoch nur auf einer Seite des Vegetationspunktes entwickelt (in der Figur unten!) und die einseitige Anordnung der Teilblütenstände, d. h. deren Vegetationspunkte, ergibt für sich ungefähr die Figur eines Wickels. Dabei ist ersichtlich, daß die dem Hauptvegetationspunkt ferner stehenden Teilinfloreszenzen wiederum größer, also älter sind als die näherstehenden. Es erhellt daraus: der Hauptvegetationspunkt gliedert von einem gewissen Zeitpunkt an Blattanlagen ab, in deren Achseln Teilinfloreszenzen stehen. Diese — die Tragblätter der Teilinfloreszenzen — sitzen unmittelbar der fleischigen Sproßachse auf. Die Abgliederung erfolgt zunächst einseitig, äußerlich nach dem Grundriß eines Wickels. Entwicklungsgeschichtlich handelt es sich jedoch nicht um einen solchen, denn die Teilinfloreszenzen (in Fig. 8 schraffiert) stammen nicht voneinander ab, sondern von dem Hauptvegetationspunkt. Dieses Stadium dauert nur sehr kurz an. Später geht der zunächst also stark dorsiventrale Gesamtblütenstand in einen äußerlich nahezu radiären über. Von einem bestimmten Zeitpunkt ab, setzt (vgl. Fig. 8 rechts) auch nach den übrigen Seiten — auf der gegenüberliegenden allerdings nur in geringem Grad — die Abgliederung von Blattorganen mit Teilblütenständen von seiten des Scheitels ein. Der Mikrotomquerschnitt durch einen älteren Blütenstand, wie ihn Fig. 6 wiedergibt, zeigt die Masse der Teilblütenstände fast im Kreis um die Terminalblüte angeordnet: nur auf einer Seite bleibt ein schmaler Sektor mehr oder weniger frei, nämlich gerade entgegengesetzt dem ursprünglich

allein vorhandenen Pseudowickel von Teilinfloreszenzen. („Leerer Sektor" der Abbildung.)

Es kommt hinzu: zunächst sind in der Achsel der (in Fig. 8) weiter außen gelegenen Schuppenblätter keine Teilinfloreszenzen angelegt. Die Untersuchung älterer Sprosse führt jedoch zu der Überzeugung, daß diese Anlage späterhin — gegen die Sproßbasis fortschreitend — noch erfolgt. Demnach vollzieht sich die Entwicklung der Gesamtinfloreszenz folgendermaßen:

Fig. 8. Links: Querschnitt durch den Scheitel einer sehr jungen Pflanze. Asymmetrische Entstehung von Teilblütenständen. *V* Vegetationspunkt der Hauptachse. *T* Tragblätter der Teilinfloreszenzen. *β* Vorblatt der 1. Blüten in diesen (in einem Fall beide Vorblätter vorhanden). „Pseudowickel." — Rechts: Desgleichen, etwas älter. Übergang zur mehr radiären Entwicklung der Gesamtinfloreszenz. ! = Blätter, die sich nicht in die vier Parastichen einfügen lassen. — Vegetationspunkte der Teilblütenstände in beiden Figuren schraffiert.

Der Vegetationspunkt des Sprosses liefert, wenn er zur Infloreszenzbildung übergeht, zunächst Blattorgane, in deren Achseln die Teilblütenstände entstehen. Davon sind die äußersten die ältesten. Danach wandelt sich der Vegetationspunkt in eine endständige Blüte um. Später — in der schematischen Fig. 9, *1* gestrichelt — treiben auch die Achselknospen der schon vor diesen Vorgängen vorhandenen, basalwärts stehenden Blätter aus und es entwickeln sich aus ihnen weitere Teilblütenstände. Der Grundplan der Gesamtinfloreszenz ist tatsächlich razemös (zuerst vorübergehend pseudowickelig), der

der Teilblütenstände zymös, wickelig oder doppelwickelig. Die ursprüngliche Hauptachse tritt innerhalb des fertigen Blütenstandes nicht mehr deutlich hervor. Die Gesamtform des Blütenstandes ist in manchen Fällen noch deutlich dorsiventral, es macht sich also die anfängliche Asymmetrie noch geltend. Dabei sitzen stets — wenn alle übrigen Teilinfloreszenzen schon mehrere fertige Blüten ausgebildet haben — ganz junge Teilblütenstände auf der konvexen Seite, und zwar an dem am weitesten vom Scheitel des Sprosses entfernten Teil. In anderen Fällen wird eine büschelig-kugelige Form des Gesamtblütenstandes beobachtet.

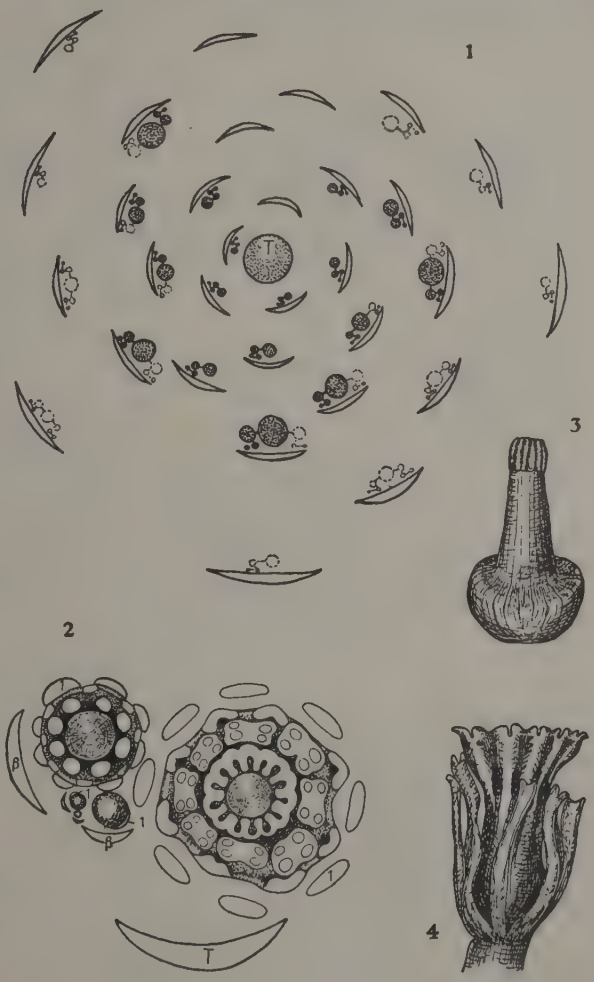


Fig. 9. *1* Schema für die Entwicklung des Gesamtblütenstandes. *T* Terminalblüte. Gestrichelt: später angelegt. — *2* Einzelwickel. *1* jeweils erstes Kelchblatt. *T* Tragblatt. *β* Vorblatt. — *3* Gynäzeum der fertigen Blüte. — *4* Fertige Blüte. Vergr. 5. Stark schraffiert: Längsfalten.

Den Angaben von Solms nach zu schließen wird der Blütenstand von Ammobroma in ähnlicher Weise ausgebildet. Dort setzt indes noch eine erhebliche Entwicklung der Achse zu einem scheibigen Organ ein. — Bei Pholisma

ist die sehr hervortretende Hauptachse der Infloreszenz langgestreckt und der Blütenstand als Ganzes traubig, mit zymösen, wahrscheinlich doppelwickeligen Teilinfloreszenzen, daher äußerlich rispig, nicht ährig, wie mehrfach angegeben wurde. Die Pflanze wird bis 25 cm hoch, der Korollsaum ähnelt dem von Lennoa (s. unten), die Krone ist rotviolett, der Saum gelblichweiß.

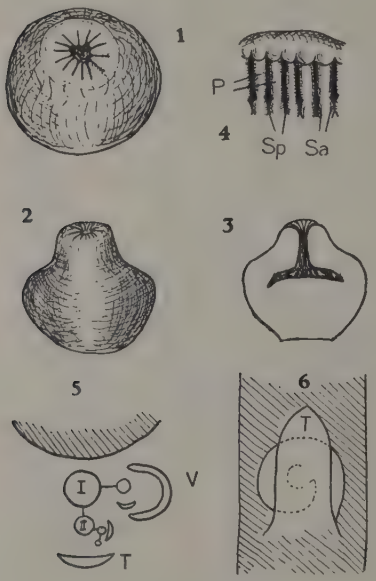


Fig. 10. *1* Junger Fruchtknoten halb von oben. — *2* Etwas älter. — *3* Desgleichen, längs geschnitten. — *4* Halsteil von *2*, von innen gesehen. *P* Plazentarleisten, *Sp* Spalten, *Sa* Samenanlagen. — *5* Grundrißschema für die Anlage eines spätentwickelten, nicht terminalen Triebes an einem tiefstehenden Teilblütenstand. — *6* Desgleichen, von außen gegen die Achse (schraffiert) hin gesehen.

Die Entwicklung des Gesamtblütenstandes von Lennoa weicht nach dem Dargelegten weitgehend ab von dem der Bicornes, aber auch beträchtlich von dem der gewöhnlichen Borraginaceen. Anklänge an den Bau der letzteren finden sich in der dorsiventralen Anlage der Gesamtinfloreszenz, in dem ursprünglich vorhandenen Scheinwickel und in dem wickeligen Bau der Teilinfloreszenzen.

Es wurde auf die Vorgänge der Blütenstandsentwicklung hauptsächlich deswegen näher eingegangen, weil die Entstehung komplizierter Gesamtblütenstände bisher überhaupt verhältnismäßig wenig studiert worden ist.

Nachzutragen ist noch: über dem Scheitel der Gesamtinfloreszenz sind die Schuppenblätter zunächst in fünf Parastichen zu erkennen. Später (Fig. 8) lassen sich auf Querschnitten aber nur vier deutliche Parastichen nachweisen; auf der Minusseite, also an der Stelle, an der später der „leere Sektor" hervortritt, ist eine Verschiebung bemerkbar. Wie diese sich im einzelnen vollzieht, konnte an Hand des vorliegenden Materials nicht ermittelt werden. Die Blätter, die sich nicht mehr gut zu einer fünften Parastiche ordnen lassen, sind in der Fig. 8, rechts mit ! bezeichnet. Auch die Blattstellung liefert hier also einen Beweis für die Dorsiventralität des Gesamtorgans.

Die Blüte: Einsatz und Blütenbau.

In der Teilinfloreszenz sind im allgemeinen nur die β-Vorblätter ausgebildet, die infolgedessen beim einfachen Wickel in zwei Richtungen auftreten. Nur die erste Blüte der Teilblütenstände hat häufig — wenn ein Doppelwickel entsteht, immer — beide Vorblätter, die zweite und dritte Blüte nur gelegentlich. Letzteres tritt in der Fig. 6 hervor, zu dem erstgenannten Fall wäre zu vergleichen Fig. 11, *3*.

Bei der Einzelblüte entsteht das erste Kelchblatt schräg zum Tragblatt (*T* der Fig. 11, *1* und Fig. 9, *2*). Die Abweichung zwischen den Symmetrielinien dieser beiden Organe beträgt ca. 40°. Die Einzelheiten der Stellungsverhältnisse sind aus den genannten Figuren zu ersehen.

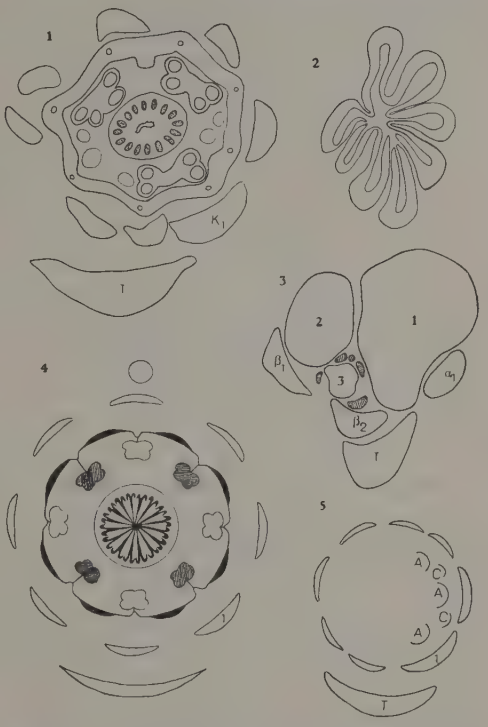


Fig. 11. *1* Querschnitt durch die junge Blüte. *T* Tragblatt, K_1 erstes Kelchblatt. Griffel über dem Fruchtknoten getroffen, mit Leitgewebesträngen. — *2* Faltung der Krone in der jungen Blüte. Vergr. 21. — *3* Querschnitt durch die Basis einer wickeligen Teilinfloreszenz. *T* Tragblatt; *1, 2, 3* Blüten bzw. deren Basis; α_1, β_1, β_2 zugehörige Vorblätter. — *4* Diagramm der typischen Blüte. Die Erhebungen der Korolle stehen vor den Staubblättern. — *5* Schema für die anfängliche Förderung der Blütenseite, die dem nächsten Wickelglied abgekehrt ist (Seite des ersten Kelchblattes). — K_1 und K_2 stärker entwickelt. Erst zwei Staubblätter (*A*) und zwei Kronblätter auf der rechten Seite angelegt.

Die Hälfte der Blüte, in der das erste Kelchblatt liegt, wird kurze Zeit im Wachstum etwas gefördert (Fig. 11, *5*). Blumen- und Staubblätter erscheinen hier etwas eher. Später wird die Dorsiventralität ausgeglichen, so daß die fertige Blüte radiärsymmetrisch erscheint. Die übrigen sieben Kelchblätter treten annähernd gleichzeitig auf. In zeitlicher Korrespondenz erheben sich vor ihnen die Staubblätter. Die Entwicklungsgeschichte liefert keinen Beweis für das Vorhandensein

von zwei Staubblattkreisen zu je vier Organen. Es ist das auffällig, weil in der fertigen Blüte vier Staubblätter höher in der Kronröhre eingesetzt sind als die alternierenden anderen vier. Im übrigen sind alle Antheren gleich gebaut.

Die einzelnen Korollblätter werden erst nach den ihnen entsprechenden Staubblättern bemerkbar und bleiben geraume Zeit sehr

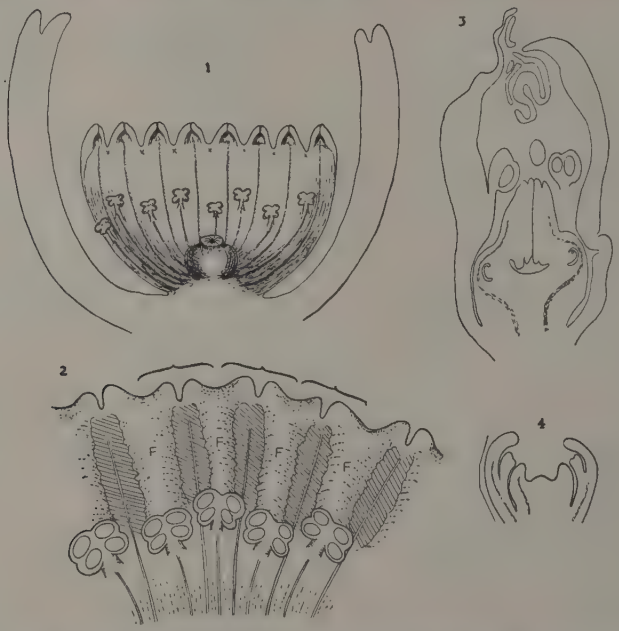


Fig. 12. *1* Junge Blüte aufpräpariert. (Bei × wachsen später die Längsfalten („Fornices") nach einwärts.) — *2* Teil einer etwas älteren, aber noch nicht geöffneten Blüte aufpräpariert, von innen gesehen, um die Veränderung des Korollsaumes zu zeigen. *F* = erhabene Längsfalten. Schraffiert: mit Haaren besetzte, außenseitige Längsfelder. Jede Klammer umfaßt ein Kronblatt. Vergr. 21. — *3* Längsschnitt durch eine junge Blüte. Vergr. 21. — *4* Längsschnitt durch eine sehr junge Blüte: das Gynäzeum noch weit offen, daneben Staubblätter und Korolle. Vergr. 21.

klein. Sie alternieren mit den Kelchblättern. Die fertige Korolle ist typisch sympetal mit acht Kronenzipfeln, von denen jeder durch einen apikalen Einschnitt in zwei Endlappen geteilt ist. Diese Einschnitte sind zunächst sehr klein (Fig. 12, *1*), die Einsenkungen zwischen den Korollzipfel viel tiefer. Später gleicht sich dieses Verhältnis einigermaßen aus. Die Einsenkungen werden durch nachträgliches Emporwachsen der Korolle an diesen Stellen nach außen zu etwas überdacht (Fig. 12, *2* und Fig. 9, *4*). Der Spalt in der Mitte jedes Kronblattes

tritt dann als tieferer Einschnitt hervor (Fig. 12, *2*), während die Kronblattgrenze in einem flacheren Bogen fällt. Man könnte in diesem Stadium, ohne Kenntnis der Entwicklungsgeschichte die Abschnitte zwischen zwei Spalten für ein Kronblatt halten und zu der Meinung kommen, die Kronblätter seien in Opposition zu den Staubblättern angelegt worden. Doch trifft dies, wie dargelegt, nicht zu.

Die Korolle hat nach der Befruchtung der Blüte eine eigentümliche Saumstruktur (Fig. 9, *4*), die schwer zu beschreiben ist: jedes Kronblatt zeigt in der Mitte einen Einschnitt; über den Längsfurchen (von außen gesehen) liegt gleichfalls eine Einbuchtung des Korollsaumes.

Der Querschnitt durch die Kronzipfel zeigt, daß sie sich aus drei Zellagen aufbauen, zwei epidermalen und einer inneren, deren abgerundete Einzelzellen durch ziemlich große Interzellularen voneinander getrennt sind. Sehr charakteristisch ist die Knospendeckung der jungen Blüte, die im ganzen als gedreht zu bezeichnen ist; doch tritt diese Struktur nur an der der Tragachse abgekehrten Seite deutlich hervor; innerseits ist die Gestaltung stets unregelmäßig (Fig. 11, *2* und Fig. 6). Es wird also auch hier eine gewisse Dorsiventralität bemerkbar.

Von besonderer Bedeutung für die systematische Stellung von Lennoa ist dann noch die Frage, ob, wie bei den Boraginaceen, Fornices vorkommen. Solms spricht in seiner Arbeit von „wahren Fornices" bei Lennoa madreporoides, und Hallier (4) hat diese Angabe übernommen. Meine Untersuchung zeigte jedoch (von außen gesehen) nur senkrecht verlaufende Falten in den Korollen, die opponiert vor den Staubblättern verlaufen. Diese Falten sind besonders tief oberhalb der Antheren (Fig. 9, *4*). Von innen gesehen stehen die Staubblätter selbst auf Längserhebungen (Fig. 12, *2*). Diese nach außen geöffneten Falten könnten Vorstufen oder auch Reduktionsstufen echter Fornices nur dann sein, wenn sie epipetal stünden: dies ist aber nicht der Fall (vgl. auch Diagramm Fig. 11, *4*).

Solms sagt (S. 25): „die Korollabschnitte haben Rinnenform, indem sie jederseits durch nach innen einigermaßen vorragende Auftreibungen, wahre Fornices begrenzt und so voneinander geschieden werden". Seine Beobachtungen decken sich also in diesem Punkte mit denen des Verfassers. Die Faltenbildung ist nur an geöffneten oder befruchteten Blüten deutlich festzustellen.

Der Kelch ist, wie bereits Solms S. 25 betont, bis zum Grunde vielspaltig, meist 8spaltig, die Kelchzipfel sind vorn oft durch einen seichten Einschnitt gabelig gespalten. Die Kelchdeckung ist als offen

zu bezeichnen. Auf der Außenseite der Kelchblätter sind sehr zahlreiche Stomata vorhanden, ebenso innenseits in der Nähe der Ränder, die eigentliche Innenseite ist dagegen frei von Spaltöffnungen. Charakteristische Nebenzellen fehlen. Der Rand der Kelchblätter trägt außerdem — und ebenso in geringem Grade die abaxiale Seite — Köpfchenhaare mit einzelligem Stiel und Kopf. — Das eine Leitbündel des Kelchblattes weist neben den gewöhnlichen Tracheiden mit quergestellten Tüpfeln Schraubentracheiden auf.

Für die fertige Blüte gilt im typischen Fall die Formel: K 8, C (8), A 8, G (12 – 17). Während die Organe des Kelches, der Krone und des Androzeums stets zyklusweise alternieren, stehen die des Gynäzeums schon infolge der meist geringeren Zahl höchstens ausnahmsweise (wenn G = 16) so, daß vor jedem Staubblatt und zwischen je zweien ein Karpell angetroffen wird. Das Diagramm der Blüte zeigt Fig. 11, *4*. Dabei ist bemerkenswert: 1. die schräge Stellung des ersten Kelchblattes zum Tragblatt, 2. der Umstand, daß sich vor dem ersten Kelchblatt meist ein tiefer stehendes, im Diagramm schraffiertes Staubblatt vorfindet. Doch erleidet diese Regel viele Ausnahmen, und zwar besonders häufig dadurch, daß nur sieben Staubblätter zur Entwicklung gelangen und die Stellungsverhältnisse dadurch unsymmetrisch werden.

Von den 16 Leitbündeln, die von unten in die Korolle eintreten, gehen 8 zu den Staubblättern, die 8 alternierenden laufen gegen den Saum der Korolle hin. Die Kron- und Staubblattleitbündel enthalten einige sehr enge Ringtracheiden. Auf der Außenseite der Korolle entwickelt die Epidermis in Längsstreifen von einer gewissen Breite über diesen Leitbündeln zahlreiche Köpfchenhaare, so daß also 8 solche Längsfelder behaart erscheinen. Sie bilden die Mittelfelder der 8 verwachsenen Kronblätter (Fig. 12, *2*). Die Köpfchenhaare gleichen denen auf den Kelchblättern. Auf der Innenseite ist die Korolle im oberen Teil mit sehr zahlreichen Papillen versehen.

Entwicklung von Fruchtknoten, Samenanlagen und Samen.

Der Fruchtknoten der sehr jungen Blüte beginnt sich zunächst in der Weise zu gliedern, daß rund um eine zentrale, leicht erhöhte Stelle 13—17, in der Regel 14 oder 15 Einsenkungen entstehen, die sich mit einem schmalen Spalt nach innen öffnen (Fig. 9, *2*). Die Zahl der Fruchtblätter ist damit festgelegt. Dann wächst der Fruchtknoten zu einem urnenförmigen Gebilde heran: die Randzone erhebt sich bedeutend, sie läßt an ihrer Innenseite wiederum 13—17 Rillen bzw. Spalten erkennen (Fig. 10, *1—4*). Diese Spalten treten an der Innenseite des

Griffels wie des Fruchtknotens bei jungen Blüten stets deutlich hervor, die dazwischen stehenden Erhebungen sind die Plazentarleisten. Die zuerst schon vorhandene zentrale Scheibe bleibt im Wachstum sehr zurück, so daß sie bald nur noch in der Mitte der entstandenen Urne eine „Sohle" bildet.

Im Verlauf der weiteren Entwicklung schließt sich die Urne nach oben, die Griffelsäule verlängert sich. Das Ganze hat nunmehr das Aussehen einer bauchigen Flasche, in deren Hals und Bauch die rillen- bis spaltenförmigen Vertiefungen leicht zu erkennen sind. Den Abschluß nach oben bildet die Narbe, bestehend aus 13—17 in einen Kreis gestellten Erhebungen, den vereinigten Enden von Plazentarleisten und

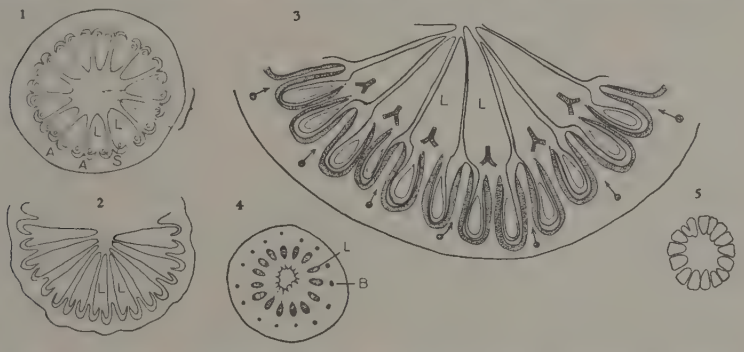


Fig. 13. *1* Querschnitt durch den jungen Fruchtknoten mit den Plazentarleisten (*L*), Anlagen der falschen Scheidewände (*A*) und Samenanlagen (*S*). Die Klammer faßt ein Karpell. Vergr. 21. — *2* Älterer Fruchtknoten quer; die Plazentarleisten bis zur Mitte vorgedrungen, die falschen Scheidewände weiter entwickelt. — *3* Desgl. noch älter; schon Endosperm vorhanden. Anlage der Steinkerne: Steinschale punktiert. Leitbündel gestrichelt. Die Pfeile sollen andeuten, daß die quer getroffenen Leitbündel unterhalb der Schnittfläche radial nach innen verlaufen. — *4* Griffel der fertigen Blüte quer: *L* = Stränge von Leitgewebe. *B* = Leitbündel. Vergr. 21. — *5* Narbe apikal quer. 16 freie Kuppen. Vergr. 21.

Außenwandstreifen (Fig. 13, *5*). Der Querschnitt unterhalb der Narbe (Fig. 13, *4*) zeigt einen deutlichen Griffelkanal und 13—17 Stränge von Leitgewebe (*L* der Figur), die wiederum in einem Kreis liegen. Das Leitgewebe baut sich aus sehr plasmareichen Zellen auf, die Stränge fallen jeweils in die Verlängerung der Hohlräume im tiefer gelegenen Fruchtknoten. Schneidet man tiefer, so trifft man außerhalb der Leitstränge noch einmal etwa 16 Zellgruppen, die auf den gleichen Radien des Griffelquerschnittes liegen: die Leitbündel (*B* der Fig. 4), die von untenher kommen. Sie sind in den oberen Teilen des Griffels nur als Prokambiumstränge entwickelt. Mitunter ist die Zahl der zuletzt erwähnten Organe geringer, weil nicht immer alle Stränge zur Ausbildung

gelangen. Der innere Aufbau des weiter entwickelten Gynäzeums wird am besten an Hand einer halbschematischen Abbildung geschildert (Fig. 13): die zuerst zwischen den Rillen vorhandenen Leisten wachsen nach innen weiter (*L* der Fig. 1 und 2). Sie tragen an der der äußeren Fruchtknotenwand zugekehrten Seite zwei Samenanlagen (*S*), je eine rechts und links ihrer Symmetrieebene. Diese Symmetrieebene stellt zugleich die Grenze zwischen zwei Fruchtblättern dar, die Samenanlagen stehen demnach annähernd marginal, wenn auch nach außen verschoben. Der Einzelhohlraum im Fruchtknoten entspricht also ebenso wie die Längsrille im Griffel der Höhlung eines einzelnen Karpells. Die sehr kurzen Narbenäste stehen folglich kommissural. Bevor noch die Entwicklung der Samenanlagen über das Archesporstadium fortgeschritten ist, treten im bauchigen Teil des Fruchtknotens zwischen den Leisten, welche die „Ovula" tragen, mit diesen alternierend, weitere Lamellen aus der äußeren Fruchtknotenwand nach innen vor (*A* der Fig. 13, *1*). Sie dringen immer weiter einwärts und bilden sich zu falschen Scheidewänden aus, so daß zum Schluß das Gynäzeum 26—34 Fächer hat, deren jedes eine Samenanlage einschließt (Fig. 13, *3*). Jedes Fach ist also durch eine falsche Scheidewand vom Rücken her geteilt worden. — Die Zahlenverhältnisse scheinen nicht immer gleich zu sein, denn Solms fand bei seinem Material (S. 27) nur 20 bis 28 Fächer und 10—14 Karpelle. —

Zuletzt schließen primäre und sekundäre Leisten im Fruchtknoten so eng zusammen, daß sie nicht mehr ohne weiteres voneinander zu unterscheiden sind. Dann liegt natürlich jeder Same in einem abgeschlossenen Fache.

Die in Fig. 13, *3* innerhalb der Plazentarleisten gezeichneten stärkeren Leitbündel innervieren je zwei Samenanlagen durch seitliche Äste. Die außen gezeichneten in Fig. 13, *3* mit einem Pfeil versehenen Organe dieser Art kommen aus einer tieferen Region, d. h. mehr aus der mittleren Fruchtknotenbasis, sie gehen ganz weit nach außen in die Fruchtknotenwand und verlaufen in dieser aufwärts, um endlich in den Griffel einzutreten. In der Figur ist durch Pfeile angedeutet, daß die hier quergetroffenen Leitbündel radial gegen den Mittelpunkt der Fruchtknotenbasis zu verlaufen.

Über die Samenanlagen von Lennoa war bisher mit Sicherheit wohl nur bekannt, daß ihre Mikropyle nach oben zeigt. Van Tieghem (Ann. d. sc. nat. bot. Ser. 8, XIV, 1901) bezeichnet S. 349 die Samenanlagen zwar als unitegmisch, tenuinuzellat, aber auf S. 385 und 371 gibt er wieder an, daß die Sache doch zweifelhaft sei.

Die Untersuchung ergab folgendes: die junge Samenanlage wendet sich (Fig. 14, *1*) in ihrem Wachstum von der Plazenta aus zunächst nach aufwärts. An ihrem Scheitel — von einer Zellschicht überlagert — liegt die eine Archesporzelle. Bald entwickelt sich nun das Integument mit zwei Zellschichten, der Nuzellus bleibt währenddessen einschichtig (Fig. 2). Die Vermutung von Solms und die ebenfalls nicht bestimmt geäußerte Angabe van Tieghems vom Vorhandensein eines Integuments hat somit ihre Bestätigung erfahren.

Aus dem Archespor entstehen vier in einer Reihe liegende Megasporen, welche die Längsachse der Samenanlage einnehmen. Die chalazale Spore liefert nach ihrer Vergrößerung den Embryosack, die drei oberen verschwinden (Fig. 14, *2*).

Von der Embryosackentwicklung lag das Zwei- und Vierkernstadium (Fig. 14, *3*) vor, außerdem wurde ein Embryosack mit vier Kernen und zwei Spindeln beobachtet. Der fertige Embryosack enthält, wie es Fig. 14, *4* u. *5* zeigt, drei Antipoden, zwei Synergiden (mit Vakuolen unterhalb der Kerne), Eizelle und sekundären Embryosackkern, der aus der Vereinigung zweier Polkerne entsteht. Während die primären Embryosackkerne nicht durch ihr Volumen auffallen, ist der sekundäre Kern dieser Art (*5*) recht groß, sein Durchmesser beträgt etwa $^2/_3$ der Breite des Embryosackes. Die Antipoden bleiben lange erhalten und bilden ein kurzes Haustorium; ein Mikropylarhaustorium gelangt nicht zur Ausbildung.

Die Bildung des Endosperms erfolgt in dem schmalen Embryosack, wie zu erwarten, zellulär, und zwar anscheinend von Anfang an, wenigstens fanden sich zwischen den vier Kernen des in Anlage begriffenen Endosperms bereits drei Wände. Es wäre also höchstens möglich, daß die erste Kernteilung bei der Endospermbildung nicht von einer Wandanlage gefolgt ist. Da mir das entsprechende Stadium nicht vorlag, bleibt diese Frage offen.

In diesem Zusammenhang sei auf die Frage zurückgekommen, wie es sich mit den Bedingungen für die Entstehung von zellularem und nuklearem Endosperm überhaupt verhält.

H. G. Svensson (Zur Embryologie der Hydrophyllaceen, Borraginaceen und Heliotropiaceen; Upsala Universitets Årsskrift 1925) hat hierzu ausgeführt: die von Strasburger und Suessenguth vertretene Annahme, daß in engen Embryosäcken zelluläre, in weiten nukleare Endosperme vorherrschen, dürfte nicht haltbar sein. Svensson führt als Gegenbeweise an, 1. daß in den weiten Embryosäcken von Magnolia virginiana (Maneval 1914, Bot. Gaz. 57), bei Peperomia-Arten,

bei Heckeria umbellata (Johnsson 1900, 1902), bei Gunnera macrophylla (I. A. Samuels, Archiv f. Zellforschung 8, 1912), Sarcophyte sanguinea und Balanophora-Arten (Hofmeister 1859) die Endospermbildung mit Zellteilungen eingeleitet wird. 2. Soll die Erklärung nicht gelten (nach Samuelsson 1913, S. 133) in den Fällen, in denen die erste Wand longitudinal ist. 3. „Weiter können die Embryosäcke", sagt Svensson, „bei nahe verwandten Arten gleiche Größe und Form besitzen, und doch entwickelt sich das Endosperm in diesen nach verschiedenen Grundtypen. Schöne derartige Beispiele liefern die Phaceliaarten". — 4. Endlich erhebt Sv. die Frage: wenn bei dem Helobiaetyp die Teilung des Zentralkerns von einer Wandbildung gefolgt ist, warum nicht auch die folgenden Kernteilungen?

Demgegenüber sei angeführt: zunächst dürfte es nicht zweckmäßig sein, auf die Angaben Hofmeisters zurückzugreifen, wenn es sich um ein so schwierig zu beurteilendes Objekt handelt, wie es die Embryosäcke der Balanophoraceen sind. Außerdem liegen für Balanophora neuere Untersuchungen vor, die zu ganz anderen Befunden führten, wie sie Hofmeister mitteilt. Der Fall Balanophora wird besser beurteilt werden nach den Figuren von Lotsy (Ann. de jard. bot. de Buitenzorg **16**, 1899, Taf. 28). Dabei zeigt sich, daß zwischen den Tochterkernen des sekundären Embryosackkerns zwar eine Wand auftritt: diese durchsetzt aber nicht die ganze Weite des Embryosacks (Fig. 31), sondern nur den schmalen mikropylaren Teil. Diese Tatsache spricht also keineswegs gegen die oben genannte Annahme des Verfassers.

Ferner: der Embryosack von Magnolia ist zunächst eng (schmal), vgl. Maneval Taf. III, Fig. 30. Die nächste Figur Manevals zeigt einen sehr breiten Embryosack von einer Querwand in zwei Endospermzellen geteilt. Daß die Figur sehr klar wäre, wird man wegen der enormen Schrumpfung des Endosperms nicht sagen können. Dazu kommt: Fig. 30 ist 350mal vergrößert, Fig. 31 600mal. Beide Objekte sind aber gleichlang gezeichnet: der Embryosack kann doch inzwischen nicht fast um die Hälfte kürzer geworden sein. Hier ist also noch irgendetwas unklar.

Bei den Piperaceen muß man berücksichtigen, daß die Embryosäcke zwar breitelliptisch, aber auch — im Verhältnis zu den Kernen — klein sind. Das oben zitierte Beispiel von Gunnera macrophylla kann nicht als ausschlaggebend betrachtet werden; denn nach Samuels l. c. Taf. V, Fig. 38 ist dort das Verhältnis von Längs- zu Querdurchmesser des Embryosackes im entscheidenden Stadium = 2,63 : 1, der Embryosack kann also nicht als Typus eines weiten und — im Ver-

hältnis zu den Kernen — voluminösen Organs dieser Art bezeichnet werden. — Betrachten wir noch einen anderen Fall, den Svensson nicht nennt: den weiten Embryosack von Melampyrum silvaticum (Schmid, Beih. z. Bot. Zentralbl. **20**$_1$, 1906). Taf. XII, Fig. 26 zeigt, daß dort die Kerne wiederum relativ groß sind — etwa $^1/_3$ so breit wie der Embryosack. Wenn hier eine Wand nach der ersten Endospermteilung auftritt, steht dies nicht im Widerspruch mit unserer Regel: das Organ ist relativ klein, wir bezeichnen es nur nicht als eng, wegen der rundlichen Form, im Prinzip aber liegt kein Sonderfall vor. — Ad 3: Eine longitudinale erste Wand wird z. B. angegeben für Peperomien, für Adoxa, Erigeron philadelphicus und Physostegia. Peperomia ist bereits oben erwähnt worden, die Wandrichtung tut in diesem Zusammenhang nichts zur Sache. Auch bei Adoxa ist nach Lagerberg (Svensk Vet. Akad. Handl. **44**, 1909, S. 61) der sekundäre Embryosackkern groß im Verhältnis zu der Zelle, in der er liegt, und dasselbe gilt für Erigeron (Land, Bot. Gaz. **30**, 1900, Taf. XV, Fig. 4, 5). Der Fall Physostegia scheint, wenn die Angaben von L. W. Sharp (The embryosac of Physostegia, Bot. Gaz. **52**, 1911, S. 218ff.) antreffen, tatsächlich eine Ausnahme von der allgemeinen Regel darzustellen.

Wenden wir uns nun den eigenen Beispielen Svenssons zu: gewisse Phacelia-Arten haben nukleares, andere zellulares Endosperm. Der Umriß der Embryosäcke sei in allen Fällen als gleich angenommen (obwohl auch nach den Zeichnungen Svenssons z. B. der von Ph. Parryi — zuerst nukleares Endosperm — etwas enger ist, als der von tanacetifolia [zellulär]. Ein Blick auf die Bilder Svenssons lehrt aber, daß die Arten mit nuklearem Endosperm kleinere Kerne in den Embryosäcken des ausschlaggebenden Stadiums haben als die mit zellularem.

Der Umriß des Embryosackes kann natürlich nicht allein ausschlaggebend sein, es muß die relative Korngröße mit berücksichtigt werden. Man darf nicht mit den absoluten Begriffen „eng“ und „weit“ operieren, sondern muß sich die Frage vorlegen: ist der betreffende Embryosack im Verhältnis zu seinem Kern eng oder weit, und zwar in dem Durchmesser, in dem die Teilungswand auftreten kann. Wie lang das Organ in anderer Richtung ist, ob es gerundet oder langgestreckt ist, bleibt gleichgültig. — Gerade das Verhalten des Phacelia-Parryi-Typs in späteren Stadien (Bildung freier Kerne in den primären Zellen) ist besonders interessant: die Tochterkerne der primär gebildeten Zellen sind relativ klein: sie vermögen keine Wände zu bilden, welche die ganze Weite der primären Endospermzellen durchsetzen.

Würde man von den Phacelien nur den Umriß des Embryosackes und den jeweiligen Kerndurchmesser kennen, so ließe sich nach unserer Vorstellung ohne weitere Kenntnis der Objekte bereits schließen, welcher Endospermtyp vorliegen muß: die Bilder von Svensson würden mit diesen Schlüssen in vollkommener Übereinstimmung stehen.

Zu Punkt 4 von Svensson sei bemerkt: bei den Helobiern erfolgt die erste Teilung im basalen engeren Teil des Embryosackes. Der von Anfang an etwas weitere oder nachträglich erweiterte obere Teil wird nicht von Wänden durchsetzt. Diese Tatsachen scheinen mir viel mehr für die vom Verf. vertretene Annahme zu sprechen als für das Gegenteil.

Die Regel, daß man in weiten Embryosäcken nukleares, in engen von Anfang an zelluläres Endosperm antrifft, wird durch die Beispiele, die Svensson anführt, jedenfalls nicht umgestoßen, wenn auch vielleicht einige immerhin erst näher zu prüfende Ausnahmen vorkommen. Wenn man die relative Kerngröße (Verhältnis Kernvolumen: Embryosackvolumen) mit in Rechnung stellt, scheinen mir im Gegenteil manche der von Svensson angeführten Fälle gute Beispiele für die von Strasburger gegebene Annahme zu sein. Daß die Lage der Kernspindel, welche aus dem sekundären Embryosackkern hervorgeht — ob transversal oder longitudinal —, nicht ausschließlich durch den Umriß des Embryosackes bestimmt wird, ist anzunehmen.

Trotzdem in Lennoa eine parasitische Pflanze vorliegt, die in manchen Eigenschaften von dem Bauplan der übrigen Sympetalen abweicht, bietet nach den gegebenen Ausführungen der Entwicklungsgang des Embryosackes usf. nichts Außergewöhnliches.

Verschiedene Stadien der Entwicklung des Embryos sind in Fig. 14, *6—10* abgebildet. Die ältesten Embryonen, die mir vorlagen, ließen im Längsschnitt etwa 30, im Querschnitt bis zu 20 Zellen erkennen, doch handelte es sich dabei noch nicht um Embryonen aus ganz reifen Samen. Wie so vielfach bei Saprophyten und Parasiten bleibt der Embryo auch bei Lennoa ungegliedert. — Währenddessen ist das Endosperm vielzellig geworden. Die Lennoa madreporoides betreffende Bemerkung von Solms, der größere Innenteil des Nährgewebes enthalte Stärke, eine schmale periphere Schicht jedoch nur Eiweiß, trifft nach meinen Beobachtungen nicht zu: das ganze Endosperm enthält neben ungeformtem Eiweiß, rhombischen Eiweißkristallen und Öl zahlreiche kleine Stärkekörner, die stärkefreien Schichten gehören dem schwach entwickelten Nuzellus und der Samen-

schale an. Diese Gewebe bleiben an der mikropylaren und chalazalen Seite des Endosperms längere Zeit erhalten, nachdem sie zu beiden Seiten bereits zerdrückt worden sind. Zuletzt schwinden sie anch an den genannten Stellen, so daß ein fast reifer Same überhaupt kein stärkefreies Gewebe mehr enthält. Das einheitlich entwickelte Endosperm grenzt dann unmittelbar an die zusammengepreßte Samenschale. Die

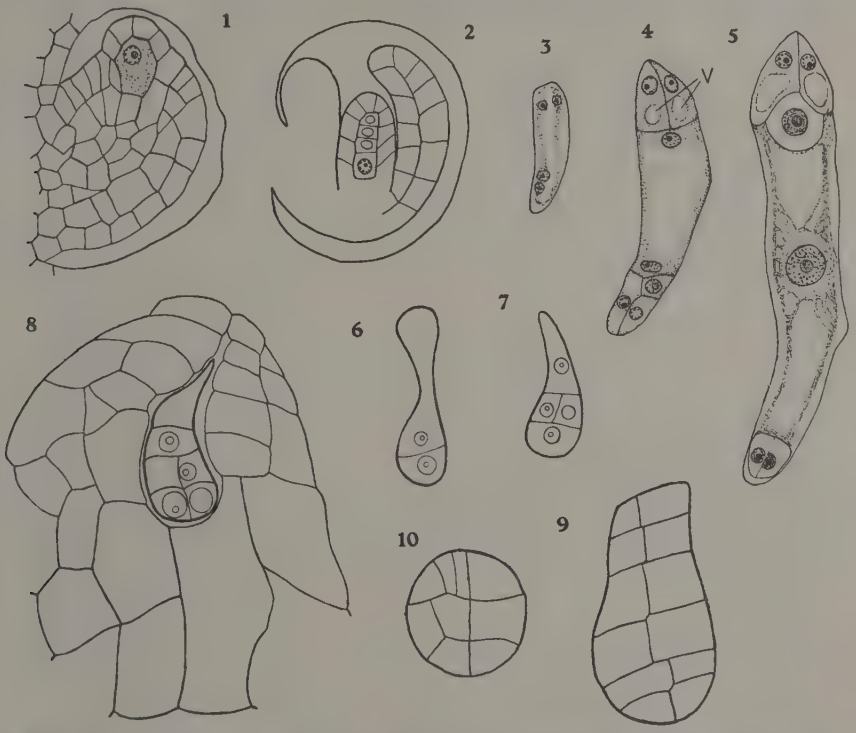


Fig. 14. *1* Samenanlage mit Archespor. — *2* Samenanlage mit 4 Megasporen. — *3* Vierkerniger Embryosack. — *4* Embryosack mit 2 Synergiden, 3 Antipoden, 2 Embryosackkernen. Eikern nicht getroffen. *V* = Vakuolen der Synergiden. — *5* Fertiger Embryosack. — *6* Zweizelliger Embryo. — *7* Vierzelliger Embryo. — *8* Sechszelliger Embryo im Endosperm. — *9* Vielzelliger Embryo von der Seite. — *10* Desgl. quer. — Alle Figuren 350 mal vergrößert.

von Solms gegebene Abbildung des Samens (Tafel. I, Fig. 11 und Tafel II, Fig. 16, 17) entsprechen jedenfalls nicht den natürlichen Verhältnissen. Speziell Fig. 16 läßt weder die Lage der Mikropyle erkennen, noch ist der Embryo längs getroffen. Die Abgliederung einer besonderen, stärkefreien Schicht im Endosperm wäre bei Sympetalen ja auch etwas sehr Ungewöhnliches gewesen.

Über die Entwicklung der Steinkerne (Steinfrüchte) hat Solms bereits berichtet. Sie entstehen als flache, in der Frucht aufrecht stehende Scheiben, die an ihrer Schmalseite und zwar in deren Mitte eine fast rings herumlaufende Kerbe besitzen.

Die Samenschale bleibt sehr dünn, die Steinschale dagegen ist relativ stark. Sie wird, wie schon Solms angab, von den umgebenden Schichten des Fruchtknotens gebildet (vgl. auch Fig. 13, *3*). Im Gegensatz zu denen von Ammobroma haben die langgestreckten Steinzellen der Steinschale von Lennoa glatte Wände, d. h. also keine Fortsätze oder dgl.

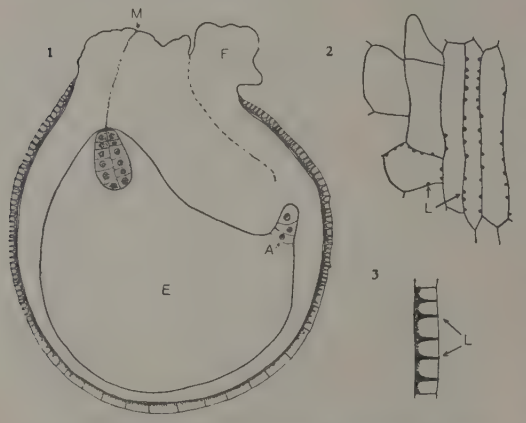


Fig. 15. *1* Halbreifer Same aus der Steinschale herauspräpariert. *M* = Mikropyle, *F* = Funiculus, *E* = Endosperm, *A* = Antipodalhaustorium. Vergr. 250. — *2* Aufsicht auf die Außenzellen des Integuments. — *L* = Leisten. — *3* Radialwand einer Außenzelle mit Leisten.

Fig. 15, *1* stellt einen halbreifen Samen im sagittalen Längsschnitt dar. Die Samenanlage ist jetzt deutlich kampylotrop. (In jüngeren Stadien tritt das wenig hervor.) Das kleine Antipodalhaustorium ist nicht immer so gut ausgebildet, wie es die Figur zeigt. Die äußerste Integumentschicht, die im Schnitt gezeichnet ist, hat ebenso wie einige benachbarte Zellreihen an gewissen Teilen des Samens, nämlich vorwiegend in der Nähe der Mikropyle und des Funikulus, eine eigentümliche Struktur: In den langgestreckten Zellen ist zunächst wie in allen anderen der äußersten Schicht die Innenwand mit einer körnigen Masse überzogen. Auf den Radialwänden dieser Zellen werden aber außerdem noch in regelmäßigen Abständen Leisten angelegt (Fig. 15, *3*). Von der Seite gesehen, erinnert das Bild einigermaßen an den Anulus eines Farnsporangiums — dort handelt es sich natürlich um Zellen, hier nur um Leisten innerhalb der Zellen, die von der Seite so aussehen, wie es in Fig. 15, *1* gezeichnet ist. Das Aufsichtsbild gibt Fig. 15, *2*: man erkennt in jeder Zelle eine Anzahl der Leisten. In seltenen Fällen scheinen diese radialen Leisten auf der Innenwand der Zelle durch eine nicht sehr deutliche Querleiste verbunden, so daß man an die

Anlage der U-förmigen Leisten im Endothezium der Mikrosporangien erinnert wird. Ähnliche Verhältnisse liegen nach E. Oehler („Entwicklungsgeschichtlich-zytolog. Untersuchungen usw.", Züricher Diss., Berlin 1927 und „Planta" 1927, S. 706) bei einigen saprophytischen Gentianaceen vor.

Auf der Konvexseite der kampylotropen Samenanlage fehlen diese Leisten meist und ebenso auf den Breitseiten des Samens. Im Laufe der Entwicklung wird an vielen Stellen die Außenwand der Zellen zerstört, und die Leisten bleiben dann als mehr oder weniger freie Stacheln stehen (in Fig. 15, *1* an einigen Stellen angedeutet). Solms glaubte in diesen Stacheln Auswüchse der äußersten Integumentschicht zu erkennen.

Wie die Früchte zu je zweien zusammengehören, ist aus Fig. 13, *3* ohne weiteres zu ersehen. Solms Erklärung zu seiner Fig. 12, Taf. III (Ammobroma) ist jedenfalls insofern unzutreffend, als an den mit *a* bezeichneten Stellen nicht die „Verwachsung" der Scheidewand mit dem zentralen Gewebe unterblieb, sondern *a* die Plazenta der beiden, rechts und links liegenden Samenanlagen ist. Für die Beurteilung des Fruchtbaues stand Solms offenbar kein geeignetes Material zur Verfügung.

Von der ähnlich gebauten Frucht von Ammobroma sagt Solms, sie vereinige in sehr merkwürdiger Weise die Charaktere von Kapsel und Steinfrucht. Er nennt sie seine drupa capsulaeformis. Ich würde die Früchte der Lennoaceen lieber als „Steinkerne einschließende Deckelkapseln" bezeichnen, denn die reife Frucht von Lennoa ist ja, sofern man wie üblich unter drupa eine einsamige Frucht verstehen will, keine Steinfrucht, sondern eine Kapsel (Trockenfrucht), in deren Innern die Steinkerne sitzen.

Ob die Kapselöffnung wirklich so erfolgt, wie Solms es auf seiner Taf. III, Fig. 13 und 15 abbildet, möchte ich dahingestellt sein lassen. An den wenigen geöffneten Kapseln, die ich sah, hatte sich der Griffel samt einem kleinen kreisrunden, vorher schon umschriebenen (vgl. Solms Taf. II, Fig. 13) Stück der oberen Fruchtknotenwand losgelöst. Die Querspaltung erfolgte also nicht im „Äquator" des Fruchtknotens. Die Zahl der Beobachtungen war indes nicht ausreichend, um ein endgültiges Urteil zu gestatten.

Staubblätter.

Über die Form der Staubblätter und die Art und Weise der Anheftung der Anthere, sowie über das Aufspringen der Theken und den Bau der Pollenkörner ist von Solms (S. 26) bereits das Wesentliche mitgeteilt worden. Die beiden Theken sind nicht ihrer ganzen Länge nach am Filament befestigt, sondern nur zu oberst, sie öffnen sich in den „Mittellinien". Es wird auf diese Punkte bei der Beurteilung der systematischen Verwandtschaft von Lennoa noch zurück-

zukommen sein. Über den Bau der Antherenwand sei bemerkt: sie besteht zunächst, wie gewöhnlich, aus vier Schichten, das Endothezium entwickelt sich in der zweitäußersten (hypodermalen), unterscheidet sich aber nicht charakteristisch von dem anderer sympetaler Pflanzen. Auch das Tapetum der vier Lokulamente ist normal, die Tapetenzellen enthalten jeweils nur einen Kern. Zur Ausbildung eines Periplasmodiums mit lebenden Kernen kommt es nicht. Bemerkenswert ist, daß die Staubblätter bereits einkernige Pollenkörner entwickelt haben, wenn sich an den Samenanlagen noch kaum das Integument vorwölbt und das Archespor sich noch nicht geteilt hat. Zur Zeit des 4-Megasporenstadiums der Samenanlage ist der Pollen schon zweikernig. Doch dauert es sehr lange bis der Pollen verstäubt. In fast ausgewachsenen Blüten von 6 mm Länge, deren Samenanlagen fertig entwickelt sind, so daß nur noch die Narbe befruchtungsfähig zu werden braucht, befindet sich der Pollen noch innerhalb der Theken. — Zweikernige Pollenkörner wurden in älteren Lokulamenten vielfach angetroffen, dreikernige dagegen nicht. Da auf der Narbe vielfach keimende Pollenkörner, im Gewebe des Griffels Pollenschläuche angetroffen wurden, ist es einigermaßen wahrscheinlich, daß bei Lennoa auch die gewöhnlichen Befruchtungsverhältnisse vorliegen. Die Menge des Pollens auf manchen Narben machte es wahrscheinlich, daß Selbstbestäubung eintritt. Die Lage der Narbe in gleicher Höhe mit den Antheren läßt diesen Vorgang bei Lennoa als durchaus möglich erscheinen. Über die Frage, ob auch Insektenbestäubung vorkommt, liegen bis jetzt keine Mitteilungen vor.

Narbe.

Die äußere Form der Narbe ist aus Fig. 9, *3* ersichtlich. Die Furchen lassen erkennen, daß jedes Fruchtblatt sich an der Narbenbildung beteiligt. Zur Ausbildung von eigentlichen Narbenästen kommt es nicht, nur ganz an der Spitze der Narbe zeigt der Querschnitt (Fig. 13, *5*) die freien Enden der Karpelle. Eine typische Plazentarnarbe (vgl. Goebel, Organographie III), wie sie bei Ericaceen vielfach vorkommt, liegt nicht vor, denn die Narbe wird nicht ausschließlich von den Plazentarleisten gebildet. Die zentrale Basis (die „Sohle") des Fruchtknotens beteiligt sich nicht am Aufbau des Griffels und der Narbe. Die Narbenpapillen sondern eine schleimige Substanz ab. — Solms spricht von einer becherförmigen Narbe bei Lennoa, in dem mir vorliegenden Material waren jedoch die narbenbildenden, apikalen Fortsätze der Karpelle stets zu einem engen zylinderförmigen Körper um den Griffelkanal vereinigt, sie bogen nie zur Becherform auseinander.

Zellinhaltskörper.

Als wichtigster Körper dieser Art ist die Stärke zu nennen. Solms (S. 29) sagt, die Zellen des Sprosses enthielten in vielen Fällen das ganze Lumen erfüllende Stärkekörner von unregelmäßigster Gestalt. Diese Angabe beruht auf einem Irrtum, der sicher auf das mangelhafte Material, welches Solms zu Gebote stand, zurückgeht. Vielmehr findet man in den Zellen zahlreicher Gewebe, z. B. im Sproß, in der Wurzel, in der Basis des Fruchtknotens, im Nuzellus und Endosperm der Samenanlagen, in der Korolle (hier allerdings unregelmäßig gelagert und in geringerer Zahl) viele Stärkekörner, die einfach sein können oder sich aus zwei oder drei Teilkörnern zusammensetzen. Die einfachen sind ellipsoidisch oder linsenförmig, haben in der Wurzel z. B. einen Durchmesser von 15—30 μ, in der Nähe der Haustorien sind sie kleiner (bis 7 μ herab) und noch etwas kleiner im Endosperm. Das Schichtungszentrum ist in ihnen stets deutlich zu erkennen, dagegen können die einzelnen Zonen nicht unterschieden werden. Die gemachten Angaben gelten nicht nur für blühende Pflanzen, sondern auch für solche, die erst wenige Millimeter lang sind.

Vereinzelte Zellen der Wurzelrinde lassen eine Besonderheit erkennen: löst man die zahlreichen Stärkekörner heraus, so bleibt der Protoplast in Form eines auffälligen Netzwerkes erhalten. Das Protoplasma muß also in diesen Zellen zäher sein als in den übrigen.

Die rhombischen Eiweißkristalle des Endosperms wurden bereits erwähnt.

Ein anderer, ungeformter Inhaltskörper tritt dadurch sehr hervor, daß er im Alkoholmaterial eine braune oder lilabraune Färbung angenommen hat. Z. B. sind zahlreiche Zellen des Perigons (äußere Epidermis), die auch Stärke enthalten, solche des Griffels und der Schichten des Fruchtknotens, welche die Samenanlagen überdecken, auf diese Weise braun gefärbt, andere wieder nicht, ohne daß eine Gesetzmäßigkeit dieses Wechsels zu erkennen ist. Wahrscheinlich handelt es sich um eine gerbstoffartige Verbindung, die bei postmortalem Sauerstoffzutritt bei Lennoa wie bei vielen anderen Parasiten, z. B. Orobanchen, Rafflesiaceen, Lathraeen, eine dunkle Färbung annimmt. Auch die ganzen Pflanzen weisen in Alkohol eine sehr dunkle Farbe auf. Dieser Umstand ist den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen nicht förderlich, die Beurteilung der Mikrotomschnitte stört er jedoch nicht.

Systematische Bemerkungen.

Die Systematik der Gattung Lennoa ist wegen des zu geringen Materials, das früher zur Verfügung stand, noch nicht genügend durchgearbeitet. Es werden

zwei Arten genannt, aber diese Gliederung ist sicher nicht zureichend. Ähnlich wie bei Orobanche — dort allerdings in viel größerem Maßstabe — liegen auch bei Lennoa Formen vor, die jedenfalls physiologisch, nämlich in ihrem Verhältnis zu bestimmten Nährpflanzen sich scharf unterscheiden, morphologisch aber schwer zu trennen sind.

Solms nennt die Infloreszenz von Lennoa caerulea versehen mit „ramis primariis elongatis", die Blüten, gegenüber denen von L. madreporoides um die Hälfte kleiner, „corollis post anthesin subexplanato margine rectiusculo instructis". Die Länge der Korolle wird mit 3—4 mm angegeben. Die Kelchzipfel sind nach Solms nicht eingerollt; Fournier bemerkt noch: „corolla a calyce superata".

Für L. madreporoides sagt Solms: Inflorescentiae ramis primariis brevibus, floribus ideoque paniculato-confertis; corollis post anthesin limbo explanato margine recurvo instructis. Die Länge der Korolle beträgt nach dem gleichen Autor 7—8 mm. „Corolla calyci duplo aequilonga" (Fournier). Zu diesen Diagnosen sei auf Grund des mir vorliegenden Herbarmaterials bemerkt: Die Angaben von Solms über den Unterschied der Verzweigung lassen sich nicht aufrecht erhalten, ebensowenig läßt sich die Einrollung des Kelchs als Unterscheidungsmerkmal verwenden. Solms Figuren, Taf. II, *1* u. *2* sind unbedingt irreführend. Man wird gut tun, die Speziesnamen L. caerulea uud madreporoides beizubehalten, letztere Art aber noch zu unterteilen.

1. Lennoa caerulea: Pflanzen 3—6 cm hoch, Blütenstand dichtgedrängt, vom Aussehen einer kurzen Doldenrispe oder unregelmäßig kugelig. Durchmesser des Blütenstandes bis höchstens 2 cm. Die kurzen Äste setzen erst hoch an der Hauptachse an. Die Pflanzen kleiner als bei den folgenden Formen, ebenso die Blüten klein: 3—4 mm lang, 3 mm Durchmesser. Saum der Krone während der Fruchtreife nicht nach außen umgerollt; Korolle daher trichterförmig oder höchstens stieltellerförmig, ungefähr so lang als der Kelch. Einschnitte zwischen den Kronblattzipfeln nur etwa $^1/_5$ so lang wie die Saumbreite, kaum oder wenig tiefer als die oft unregelmäßigen Einschnitte inmitten jedes Kronblattes. — Sproßdicke bis 6 mm.

2. Lennoa madreporoides subsp. Reichei. Blütenstand bedeutend größer als bei voriger, dicht, von der Form einer bis 6 cm dicken Kugel, eines ± dorsiventral abgebogenen Ellipsoids oder büschelig-kugelig. Die Äste der Infloreszenz setzen weiter unten an als bei voriger Form, die tiefer stehenden sind meist etwas lockerer angeordnet. Die Infloreszenzen sind vielblütiger als bei L. caer.-typica, die Sprosse bis 1,4 cm dick. Blüten nur wenig länger als der Kelch, Kronsaum kaum nach außen umgebogen. Durchmesser der Krone 3(—4) mm, Länge 6 mm. Episepale Falten während der Fruchtreife wie bei voriger kaum vergrößert. Einschnitte des Kronsaumes zwischen den Kronblättern $^1/_4$—$^1/_5$ so tief wie die Breite des Kronsaumes, wenig von den Einschnitten inmitten jedes Kronblattes unterschieden. — Hierher rechne ich die Exemplare Pringles Nr. 4621 (von Pringle zu madreporoides gestellt), die von Ghiesbrecht Nr. 368 (ebenfalls bisher zu L. madreporoides gestellt) und Schmitz 1105 (Wien), sowie die von Reiche gesammelten Stücke der vorliegenden Arbeit.

3. Lennoa madreporoides subsp. Schaffneri (leg. J. G. Schaffner 1879, Nr. 452). Kurzer, apikaler Blütenstand breitkegelförmig (Basis des Kegels nach oben gewendet), ± ebensträußig, lockerer als bei den übrigen, wenigblütiger. Pflanze bis 14 cm hoch, erinnert in der Tracht oft an Cytinus Hypocistis. Einzelblüten groß (6—7 mm lang, 5 mm Durchmesser), Korolle, Kelch und Schuppenblätter relativ zart, letztere auch weniger behaart als bei den anderen Arten. Krone deutlich länger als der Kelch. Einschnitte im Kronsaum zwischen den Kronzipfeln etwa halb so tief wie die Breite des Kronsaumes, die Einschnitte in der Mitte des Kronblattes treten sehr zurück. Kronsaum an älteren Blüten etwas nach außen umgebogen.

4. Lennoa madreporoides subsp. Pringlei (C. G. Pringle 1900, Nr. 9101). Blütenstand breit-rispig mit tief ansetzenden, starken Ästen. Pflanzen bis 20 cm hoch. Krone groß: 7—8 mm lang, 4—5 mm breit; deutlich länger als der Kelch. Episepale Falten des Kronsaumes während der Fruchtreife stark vergrößert. Die Einschnitte des Kronsaumes zwischen den Kronblättern $^1/_4$—$^1/_5$ so lang wie die Breite des Kronsaumes, meist deutlicher als die Einschnitte in der

Kronblattmitte. Kronsaum älterer Blüten nach außen umgebogen. — Auf diese Form beziehen sich offenbar die Angaben von Solms, vgl. dessen Tafel II, Fig. 18, 19.

Was die ursprünglichen Nomenklatoren, nämlich De La Llave und Lexarza unter L. madreporoides verstanden, bleibt, wie schon Solms betonte, fraglich, denn die Diagnose dieser beiden Autoren ist nicht zureichend und die Originalexemplare sind, falls überhaupt noch vorhanden, unerreichbar.

Daß mit den obigen Angaben die Formenreihe von Lennoa bereits erschöpft ist, wird man nicht annehmen dürfen. Zu einer gründlichen Klärung der Artfrage wäre es zweifellos erforderlich, auch die amerikanischen Herbarien zu vergleichen. Die gegebenen Ausführungen sollten jedenfalls auf die Notwendigkeit einer weiteren Gliederung hinweisen, sowie auf das Erfordernis, in einigen Punkten von den Solms-schen Diagnosen abzugehen.

Über das Vorkommen und die Wirtspflanzen.

Aus der schwer zugänglichen Arbeit von Blake (1) sei zunächst angeführt: die Lennoaceae, 3 Genera, 4 Spezies, waren bis 1906 nur bekannt aus den Wüstenregionen von Südkalifornien, Niederkalifornien, sowie aus Mexiko (südl. von Puebla). Im genannten Jahre wurde Lennoa caerulea auch in Kolumbien, am Rio Frio, Staat Magdalena gefunden. Jedenfalls bewohnen die Lennoaceen also sehr beschränkte Areale.

Reiche entdeckte die hier beschriebene Lennoa (vgl. S. 1) auf einem Gelände, welches mit Encelia- und Verbesinastauden, also Kompositen, bestanden war. Da ein Teil seiner Exemplare im Zusammenhang mit den Wurzeln und einigen Trieben der Wirtspflanze gesammelt war, konnte jedoch durch Vergleich mit entsprechenden Herbarexemplaren wahrscheinlich gemacht werden, daß der eigentliche Wirt zu einer anderen Kompositengattung gehört, nämlich zu Tridax (Heliantheae-Galinsoginae). Blattform und starke Behaarung — es handelt sich um charakteristisch inserierte, rechtwinklig umgebogene Gliederhaare — deuteten darauf hin, daß am ehesten Tridax Palmeri Gray, Var. indivisum Rob. et Sea in Betracht kommt. Für die Zugehörigkeit zu Tridax sprach übrigens auch die Sproßanatomie und die gegenständige Stellung der Blätter.

Blake (1) nennt auf Grund der Schedulae des National Herbariums in Washington als Wirtspflanzen für Lennoa caerulea: Tridax coronopifolia, Boerhavia (Nyctaginaceae), „eine große gelbblühende Art von Tribulus (Zygophyllaceae), letztere in Kolumbien". C. G. Pringle gibt in seinen Schedulis zu den „Plantae Mexicanae" 1896, Nr. 6560 und 4621 ebenfalls Tridax coronopifolia als Wirtspflanze für Lennoa caerulea, Sclerocarpus uniseralis B. u. H. (Compositae) und „verschiedene Kompositen" für Lennoa madreporoides Lav. et Lex an. Um die Angaben über die Wirtspflanzen der Lennoaceen zu ergänzen, sei angefügt: Ammobroma sonorae Torr. wurde nach Blake gefunden auf: Franseria

dumosa (Compositae) und auf Dalea (Leguminosae); Pholisma arenarium Nutt. parasitiert nach Jepson (Man. Pl. Calif. 735, 1925) auf Abronia (Nyctaginaceae), „Erigonum“ (soll heißen Erigeron oder Eriogonum?), Eriodictyon (Hydrophyllaceae) und „gewissen Asteraceen“; nach Herbarzettel des „Herbarium of the university of California, Berkeley, auf Hymenoclea Salsola T. u. G. (Compositae) und Chrysothamnus mauseosus graveolens (Nutt.) Piper (Compositae), nach einer Notiz des Göttinger Museums auf Eriodictyon tomentosum.

Wieweit ältere Angaben über das Vorkommen von Lennoaceen auf Clematis zu Recht bestehen, dürfte schwer zu prüfen sein.

Einiges über die systematische Stellung von Lennoa.

Seit den Arbeiten von Lindley, Torrey und Solms hat man die Lennoaceen meist zu den Bicornes gestellt. 1924 hat dann Hallier (4) wohl vorwiegend auf Grund Solmscher Angaben die Berechtigung dieser Eingliederung bestritten. Er wies vor allem auf das Vorhandensein von Blütenwickeln, auf das Vorhandensein von „Hohlschuppen“ an der Blumenkrone, auf die Klausenbildung im Gynäzeum, auf die einsamigen Steinkerne und die wagrecht gestellten, nach oben gewendeten Samenanlagen, die Insertion der Staubblätter an der Korolle und die Blütenfarben hin und stellte die Lennoaceen zu den Borraginaceen.

Den von Hallier gegebenen Ausführungen hat sich R. v. Wettstein in der zweiten Auflage seines Handbuchs der systematischen Botanik insofern angeschlossen, als er die Lennoaceen zwar nicht unter die Borraginaceen selbst einreihte, ihnen aber einen Platz zwischen Hydrophyllaceen und Borraginaceen anwies.

An Hand eigener Beobachtungen ist es nunmehr möglich, zu diesen verschiedenen Auffassungen neuerdings Stellung zu nehmen. Zunächst sei vorausgeschickt, daß hier keine ausführliche Diskussion des Verwandtschaftsproblems gegeben werden soll, zumal Hallier bereits eine große Reihe von Punkten, die hier eine Rolle spielen, eingehend behandelt hat. Nur einige Fragen sollen nochmals erörtert werden. Solms lehnte die Annahme einer Verwandtschaft mit den Tubifloren und Personaten durchaus ab, weil bei diesen das Gynäzeum stets weniger Glieder habe als die vorangehenden Kreise. Demgegenüber hat Hallier mit Recht darauf hingewiesen, daß in der Gattung Zoelleria (Neuguinea) eine Borraginacee bekannt geworden ist, deren Gynäzeum wenigstens 10 Glieder (Fächer) aufweist. Gegen den Anschluß an die Personaten spricht nach Solms die Zygomorphie im Blütenbau dieser

Reihe: auch dieser Satz wäre heute nicht mehr ganz stichhaltig, die Lennoacee Pholisma hat (vgl. Hallier, S. 13) eine schwach zygomorphe Korolle. Die Entwicklungsgeschichte lehrt ferner, daß auch die Blüte von Lennoa anfangs schwach dorsiventral angelegt wird (s. Fig. 11 5).

Ferner steht fest, daß wickelige Infloreszenzen bei den Bicornes nicht vorkommen, wohl aber bei Borraginaceen, Verbenaceen, Hydrophyllaceen. Was den Fruchtbau anlangt, so finden wir z. B. bei den Ehretioideen und Heliotropioideen häufig vier einfächerige Steinkerne, Steinfrüchte kommen bei Cordiaceen vor, und viele Verbenaceen haben eine drupa in coccos secedens (Solms).

Der Hinweis auf die Fornices der Lennoaceen, der von Hallier herrührt, fällt als Grund für eine Verwandtschaftsannahme dagegen weg. Solms spricht zwar von „vorragenden Auftreibungen", sein Ausdruck „wahre Fornices", soll aber wohl nur besagen: ihrem Bau nach kommen die beschriebenen Dinge echten Fornices einigermaßen nahe. Verf. fand, wie S. 238 ausgeführt, nur nach innen einspringende Längsfalten der Korolle, die deswegen nicht ohne weiteres mit den typischen Schlundschuppen der Borraginaceen verglichen werden können, weil sie nicht epipetal stehen wie diese (vgl. Gürke in Engler-Prantl: Natürl. Pflanzenfamilien, Borraginaceen), sondern episepal!

Kalkeinlagerungen und Zystolithen, wie sie bei den Borraginaceen vorkommen, fanden sich bei Lennoa nicht. Gesetzt den Fall, in dem vorliegenden Alkoholmaterial sei das $CaCO_3$ durch Säuren aufgelöst worden, so hätten sich doch wenigstens die Gerüste oder Stiele der Zystolithen finden müssen.

Die hohe Zahl (typisch 8), die uns bei Lennoa im Kelch, in der Krone und im Androzeum entgegentritt, die Vielzahl (13—17) der Fruchtblätter, die bei Lennoa vorliegt, ist bei Sympetalen sehr auffallend und bildet die hauptsächliche Ursache für die Zweifel hinsichtlich der systematischen Stellung. Auf die hohe Zahl der Fruchtfächer bei Zoelleria (Borraginaceen) hat Hallier hingewiesen. Es sind dort 10 Nüßchen vorhanden, freilich hat die Gattung aber andererseits in K, C und A die für Borraginaceen typische Zahl, nämlich fünf.

Wenden wir uns nun den Beobachtungen zu, die für den Anschluß an die Bicornes geltend gemacht werden: Vorauszuschicken ist, daß von einer Verwandtschaft mit der gleichfalls chlorophyllfreien Monotropa am wenigsten die Rede sein kann. Monotropa hat hypogyne Stamina, das Gynäzeum ist einfach fünffächerig, schließt sehr zahlreiche Samenanlagen ein und wird zu einer fachteilig aufspringenden Kapsel. Das enthaltene Polysaccharid färbt sich mit Jod rot, nicht blau wie bei

Lennoa. Auf erstere Punkte hat bereits Solms hingewiesen. — Dagegen sprechen für die Zugehörigkeit zu den Bicornes nach Solms 1. die kurzen dicken Griffel, 2. die Form der Narbe, 3. die verhältnismäßige Kleinheit der eine mächtige zentrale Gewebemasse umgebenden Fruchtknotenfächer, und 4. der Umstand, daß die Pollenkörner einzeln ausgebildet werden. (!) Besonders letzterer Beweisgrund mutet etwas merkwürdig an, wennschon es Bicornes gibt, welche keine Pollentetraden ausbilden, so die Monotropeen, ein Teil der Pirolaceen, manche Gattungen der Epacrideen und Styphelieen. — Auch die Form der Narbe von Lennoa entspricht nicht derjenigen der typischen Ericaceen (dort Plazentarnarben). Die übrigen Gründe erscheinen mir zu unbestimmt, als daß man darauf die Annahme einer systematischen Verwandtschaft gründen dürfte. Wenn gesagt wird, manche Bicornes hätten einen analogen Bauplan der Blüte, so muß dem entgegengehalten werden, daß außer der dort oft hervortretenden Tetramerie keine wesentlichen Vergleichspunkte zu finden sind. Speziell Polymerie zeigt sich innerhalb der Bicornes nur bei gewissen Rhodoraceen (Eichler). Die für Ericoideen charakteristische Obdiplostemonie wird bei Lennoa nicht beobachtet. Die Staubblätter von Lennoa sind nicht bicorn.

Bei Salaxideen, Styphelieen, manchen Andromedeen und Vaccinien liegt in jedem Fruchtfach nur ein Same: dieser hängt aber im Gegensatz zu dem von Lennoa (wenigstens bei Leucopogon) aus dem inneren und oberen Winkel des Faches nach innen gewendet herab (der Plazenta zugekehrt).

Ferner hat z. B. die Ericacee Gaylussacia 10 einsamige Steinkerne, Arctostaphylos 5. Nach Eichler (S. 341) ergibt sich die gegenüber der gewöhnlichen verdoppelte Zahl von Fächern bei Gaylussacia durch falsche Scheidewandbildung. Man darf aber nicht vergessen, daß Gaylussacia im Gegensatz zu Lennoa einen unterständigen Fruchtknoten besitzt.

Dann kommen nach Eichler (Blütendiagramme I, 339) bei Epacrideen manchmal 10 epipetale Fruchtfächer vor (statt 5), so z. B. bei Trochocarpa und Decaspora. Ob falsche Scheidewände die Ursache dieser Gestaltung bilden, läßt Eichler unentschieden. Während die Bicornes sonst vielfach hypogyn inserierte Staubblätter besitzen, hebt Solms für Styphelieen und manche Epacreen die korollinische Insertion hervor. Diese findet sich aber bei Borraginaceen allgemein. Die Salaxideen sind nicht „bicorn", die Antheren der Styphelieen, Epacreen, vieler Ericaceen öffnen sich mit Längsspalt usw.

Jedenfalls hat Solms mit all diesen Angaben nur jeweils vereinzelte Übereinstimmungen angegeben, die Gegensätze jedoch nicht

berücksichtigt. Man gewinnt allgemein den Eindruck, daß die Beweisgründe für die Annahme einer Verwandtschaft Lennoaceen-Ericoideen sehr weit zusammengesucht sind. Wenn man so die Vergleichsmerkmale von den verschiedenen Gattungen und Familien einer formenreichen Gruppe zusammenholt, kann man die Verwandtschaft Lennoceae-Borraginaceae im weiteren Sinne sicher sehr viel besser stützen.

Die Cordiaceen z. B. stimmen mit Lennoa in folgenden Merkmalen überein: Kelchdeckung offen oder klappig, Krone gedreht, Griffel nicht gynobasisch, Deckelkapsel (!), Blüte (mit Ausnahme von G.) bei einigen bis 10-zählig. (Das Gynaezeum ist allerdings nicht gefächert.) Heimat: Tropen, besonders Amerika. —

Daß gewisse Nolanaceen im Fruchtknoten viele falsche Scheidewände besitzen, hat für die Frage nach der Verwandtschaft von Lennoa keine Bedeutung, da sonst keine Beziehungen bestehen.

Die eingangs erwähnten Vergleiche scheinen mir jedenfalls sehr viel mehr Beweiskraft zu haben als die Versuche Lennoa mit den Bicornes zu verknüpfen. Man wird sicher gut tun, Hallier darin zuzustimmen, daß die Lennoaceen nicht in die Reihe der Bicornes gehören. Die Ursachen, sie dort einzureihen, waren ursprünglich jedenfalls nur gewisse äußere Übereinstimmungen mit Monotropa (Habitus, Chlorophyllmangel, 8-Zahl in der Korolle). Den Borraginaceen selbst möchte ich indes Lennoa nicht eingliedern. Der entsprechende Vorschlag Halliers geht m. E. zu weit. Denn die Gegensätze gegenüber allen typisch gebauten Borraginaceen sind doch relativ groß, wenn man etwa die Zahl der Samenanlagen, die Fächerung des Fruchtknotens, das Fehlen echter Fornices. die Dominanz der Zahl 8 in der Blüte von Lennoa und die parasitische Lebensweise ins Auge faßt. Demgegenüber dürfte die vereinzelt dastehende Übereinstimmung der Karpell-Vielzahl bei Zoelleria, einer Gattung, die zudem nur aus Neuguinea bekannt und nicht eingehender untersucht ist, nicht ins Gewicht fallen. Ich schließe mich vielmehr der Ansicht R. v. Wettsteins an, der die Lennoaceen in die Nähe der Borraginaceen stellt.

Literaturverzeichnis.

1. Blake, S. F., Lennoa caerulea in Colombia. — Proceed. of the biological Soc. of Washington, Vol. 39, 1926, S. 143.
2. Drude, O., Lennoaceae. — In „Natürl. Pflanzenfamilien", herausgegeben von Engler u. Prantl. IV, 1, S. 12—15.
3. Fournier, E., Sur le genre Lennoa. — Bull. de la soc. botan. de France, XV, 1868, S. 163 f. und XVI, 1869, S. 10 f.
4. Hallier, H., Über die Lennoaceen, eine zu den Linné's Bicornes verirrte Sippe der Borraginaceen. — Beihefte z. bot. Zentralbl., II. Abteil., Bd. 40, 1924, S. 11—19.
5. Hemsley, W. B., Biologia centrali-americana. Botany II, London 1879/80, S. 286.
6. Rydberg, P. A., Lennoaceae. — North American Flora 29, 1914, S. 19—20.
7. Solms-Laubach, H. Graf zu: Die Familie der Lennoaceen. — Abhandl. d. Naturforsch. Ges. Halle, 11, 1870.

Anhang.

Bemerkungen über die Inversion des Embryosackes in den Samenanlagen von Cotylanthera.

Im 14. Bande der Jahrbücher des Buitenzorger botanischen Gartens hat W. Figdor über den Aufbau von Cotylanthera tenuis Bl., einer saprophytischen Gentianacee Javas berichtet. Was die Samenanlagen betrifft, so hebt Figdor (S. 234) hervor, daß sie atrop seien. Sie besitzen kein differenziertes Integument und keine Mikropyle. „Bei genauerer Betrachtung bemerkt man jedoch, daß in der Samenknospe der Embryosack invers gelagert ist, d. h. daß die Eizelle gegen die Seite der Plazenta hin zu liegen kommt".

Nach Figdor handelt es sich um eine äußerlich atrope Samenanlage. Die Lagerung des Embryosackes entspricht der einer anatropen, widerspricht somit durchaus dem gewohnten Bauplan. Auch F. Johow (Die chlorophyllfreien Humusbewohner Westindiens. Jahrb. f. wiss. Bot. **16**, 1885, S. 442 ff.), der bei Voyriaarten ähnliche Verhältnisse beobachtete, nennt die Erscheinung in hohem Grade auffallend und befremdend. Es liegt daher nahe, dem Zustandekommen dieses Polaritätswechsels nachzugehen.

In einem frühen Stadium hat die Samenanlage die Gestalt eines etwas dorsiventralen Kölbchens. Das Archespor liegt am Ende einer medianen Zellreihe, die zuerst von einer, dann nach Eintritt von tangentialen Teilungen von zwei Zellschichten umschlossen wird. Schichtzellen werden vom Archespor nicht abgegeben. Nach der Reduktionsteilung entstehen zuerst zwei durch eine deutliche Wand getrennte Tochterzellen, dann vier Megasporen. Diese liegen in einer Reihe. Die Längsachse dieser Reihe fällt annähernd mit der der Samenanlage zusammen. Die vorderste, am weitesten von der Plazenta entfernte Megaspore liefert den Embryosack. Die Entwicklung des Embryosackes, von der sämtliche Stadien vorlagen, verläuft überhaupt nach dem „normalen" Schema.

Es ist möglich, daß normale Befruchtung erfolgt, denn es waren im Narbengewebe und im Griffel vielfach Pollenschläuche zu beobachten. Da keine Mikropyle vorhanden ist, kann die Pflanze nicht eigentlich porogam sein. Es wurden auch niemals Pollenschläuche in den Hohlräumen des Fruchtknotens angetroffen, die etwa an beliebigen, nicht vorgebildeten Stellen von außen in die Samenanlage hätten eindringen können. Von Chalazogamie zu sprechen, ist aus dem Grunde

unzulässig, weil keine Chalaza ausgebildet ist und der Pollenschlauch auch nicht von der Antipodialregion zum Eiapparat vordringt. Eventuell wird man die Samenanlage als plazentogam, basigam (Longo) oder allgemeiner aporogam (Goebel) bezeichnen müssen.

Der Proembryo bleibt ziemlich lange einzellig. Die Antipoden sind inzwischen abgestorben und verschwunden. Der sekundäre Embryosackkern teilt sich und ebenso die beiden Tochterkerne, ohne daß zunächst Wände zwischen ihnen entstehen. Das Endosperm bildet — solange nur 4 Kerne vorhanden sind — innerhalb des Embryosackes einen Wandbelag um den großen zentralen Saftraum. Erst nach einer weiteren Teilung sämtlicher Kerne, im 8-Kernstadium also, entstehen Wände und Endospermzellen. — Die Abgliederung eines Integuments und insbesondere die Anlage einer Mikropyle unterbleibt jedenfalls vollkommen.

Trotz des entwicklungsgeschichtlichen Befundes darf jedoch nicht angenommen werden, wie Johow l. c. dies für Voyria angab, es sei überhaupt nur ein Nuzellus vorhanden, die Integumente fehlten und die Samenschale entstehe aus den Randschichten des Nuzellus. Vielmehr entspricht die Hülle des Embryosackes, wie schon die zeitweise Mehrschichtigkeit andeutet, der Vereinigung beider Rudimentärorgane. Die Ermittlungen über die Anlage des Embryosackes usw. bieten soweit nichts absonderliches. Bei anderen Gentianaceen hat z. B. K. A. H. Stolt (Zur Embryologie der Gentianaceen und Menyanthaceen, K. Svenska Vet. Akad. Handl. **61**, Nr. 14, 1921, S. 1—55) vielfach ähnliche Verhältnisse angetroffen. Die Frage war indes: wie kommt die einer anatropen Samenanlage entsprechende Lage des Embryosackes in einer äußerlich in allen Entwicklungsstadien atrop erscheinenden Samenanlage zustande? Oben wurde betont: das Archespor bildet den apikalen Abschluß einer medianen Zellreihe. Man könnte erwarten, daß im weiteren Verlauf der Entwicklung eine Umbiegung oder Drehung der Megaspore oder des Embryosackes erfolgt, wie sie etwa von Treub für Balanophora nachgewiesen wurde. (M. Treub: L'organe femelle et l' apogamie du Balanophora elongata. Ann. de jard. bot. de Buitenzorg **15**, 1898, S. 1 ff).

Zunächst wird eine Seite der Samenanlage im Wachstum gefördert, ähnlich wie es beim Beginn der Biegung bei anatropen Samenanlagen der Fall ist. Es treten dort auch mehr perikline Teilungen auf. Diese Seite wird infolgedessen zur Rückenseite, das ganze Organ ist dann deutlich dorsiventral. Gleichzeitig wachsen auch in der medianen Zellreihe auf einer Seite die Längswände stärker als gegenüber. Die ursprünglich schon vorhandene axiale Reihe von Zellen (samt dem

Archespor) hat übrigens schon von Beginn an die Form eines flachen Bogens, der wie gewöhnlich bei den anatropen Samenanlagen auf die Tendenz hinweist, nach der Konkavseite umzubiegen. Für diese, wie für die folgenden Untersuchungen konnten natürlich nur sagittale Längsschnitte herangezogen werden, was bei der unregelmäßigen Stellung der Samenanlagen an der Plazenta ein ziemlich großes Material voraussetzte. Durch die beschriebene Biegung stellen sich die Querwände, auch die proximale Zellwand des Archespors schräg. Letzteres gewinnt dadurch annähernd die Form eines Rhombus. Die Verlagerung, die wir beobachten, erreicht im Durchschnitt indes nur 45° (selten bis etwa 80°) und nicht 180°. Daraus läßt sich die Umkehr des Embryosackes, d. h. der Polaritätswechel, also nicht erklären. Auch später ist keine weitere Drehung oder Verlagerung der Megaspore bzw. des Embryosackes zu konstatieren.

Zur Erklärung der Inversion würde es also anderer Voraussetzungen bedürfen.

Die Samenanlage von Cotylanthera wächst wie jedes atrope Organ dieser Art zunächst so, daß die Wachstumsrichtung als distal bezeichnet werden kann. Man kann nun annehmen, von einem gewissen Zeitpunkte ab kehre sich die Wachstumsrichtung partiell um. Zwar bildet sich nicht etwa nahe an der Spitze ein nachweisbares Meristem, welches gegen die Plazenta zu Zellen abgibt: die Umkehr äußert sich vielmehr nur in der Rückwärtsausdehnung der fertilen Megaspore bei der Verdrängung der übrigen: zuerst haben wir vier Megasporen in einer Reihe, davon liefert die distale den Embryosack; sie „wächst" also nach rückwärts, indem sie die drei anderen verdrängt. (Vorn bleibt der Abstand vom Scheitel der Samenanlage ja immer der gleiche, dieser Punkt liegt also fest.) Die Frage lautet jetzt: ist durch diese Rückwärtsausdehnung die spätere Anordnung im Embryosack bedingt? Es scheint nicht. Denn die meisten atropen Samenanlagen zeigen zwar eine solche Rückwärtsvergrößerung der vorderen Megaspore nicht, vielmehr dehnt sich die proximale Megaspore gewöhnlich nach vorn aus. Es sind aber auch Fälle angegeben worden, bei denen die Verhältnisse genau so liegen wie bei Cotylanthera und trotzdem keine Inversion des Eiapparates beobachtet wird. Diese Angaben liefern den Beweis, daß die Entscheidung über die Anordnung der Zellen im Embryosack von der Ausdehnungsrichtung unabhängig ist: wenn nun beide Arten der Verdrängung steriler Megasporen (einmal durch eine distale, einmal durch eine proximale fertile Megaspore) bei verschiedenen Objekten vorkommen, das Endresultat aber nicht das gleiche ist (Inversion — keine Inversion) so muß die Ent-

scheidung erst fallen, wenn der Embryosack selbst angelegt wird. Man gelangt damit auf die allgemeine Frage, aus welchen Gründen die acht Kerne des Embryosackes sich gerade so anordnen, wie sie es tun und nicht anders. Darüber wird einstweilen sehr wenig positives gesagt werden können. Nur soviel steht m. E. fest, daß die distal an den Embryosack grenzenden Membranen oder Zellen sich von den proximalen unterscheiden müssen oder daß eine Art Potentialgefäße — das Wort im allgemeinen, nicht im elektrischen Sinn gebraucht — zwischen diesen beiden Partien im Bereich des Embryosackes besteht. Nach einer dieser Seiten gelangen dann die Kerne, die den Eiapparat liefern, nach der andern die, welche zu Antipoden werden. Worin aber der ausschlaggebende Gegensatz besteht (Membranladung? Strömung? Stofftransport?), läßt sich derzeit nicht beurteilen.

Ich möchte es auch dahingestellt sein lassen, ob die Einzelkerne des Embryosackes schon bei der Entstehung prädestiniert sind, Eikern, Synergidenkern usw. zu werden — in diesem Fall müssen sie von vornherein physiologisch verschieden sein — oder ob ihre Lagerung erst über die Weiterausbildung entscheidet.

Das untersuchte Material von Cotylanthera wurde von Herrn Geh. Rat von Goebel in Java 1924/25 gesammelt. Für die Überlassung sei ihm hiermit bestens gedankt.

Anmerkung: Nach Drucklegung des Manuskripts über die Entwicklung der Samenanlagen von Cotylanthera erschien die Arbeit von E. Oehler: „Entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen an einigen saprophytischen Gentianaceen." (Planta 1927, S. 641 ff.) Nachdem dort zahlreiche Punkte eingehend dargelegt waren, wurde die eigene Darstellung wesentlich gekürzt und nur die Frage der Inversion, die Oehler nicht berührt hat, erörtert. Die Beobachtungen des Verfassers stimmten mit denjenigen Oehlers fast durchgehends überein. Eine nennenswerte Differenz besteht lediglich darin, daß an dem mir vorliegenden Material zahlreiche Pollenschläuche im Griffelgewebe gefunden wurden, ein Umstand, durch den die Frage der Apogamie (Pseudogamie?) in anderem Lichte erscheint. S.

Beiträge zum Heterostylie-Problem bei Lythrum Salicaria L.

Von **Helen Bodmer.**

Mit 1 Kurve im Text.

Inhalt.

Seite

I. Kapitel: Das Verhältnis der Lang-, Mittel- und Kurzgriffel in der Natur. 307

II. Kapitel: Anomalien in den Staubblattkreisen.
1. Verkümmerung der langen Staubblätter 309
2. Mittlere Staubblätter bei Mittelgriffeln 310

III. Kapitel: Das Längenverhältnis von Stempel und Staubblättern 311

IV. Kapitel: Die Pollenfärbung.
1. Zur Chemie der Pollenfärbung 318
2. Zur Physiologie der Pollenfärbung 321

V. Kapitel: Der Polleninhalt 328

VI. Kapitel: Die Pollengröße 331

Allgemeine Zusammenfassung der Hauptresultate 338

Einleitung.

Die Anregung zu den vorliegenden Untersuchungen erhielt ich durch Tischlers Arbeiten (1917 und 1918), sowie durch eigene zufällige Beobachtungen von abnormer Pollenfärbung bei Lythrum Salicaria an natürlichen Standorten.

In den Jahren 1922 bis 1926 nahm ich eine größere Zahl von Lythrum-Rhizomen in Kultur und ermittelte an diesen Pflanzen die in den Kapiteln II bis VI wiedergegebenen Resultate.

Ich suchte nach Zusammenhängen zwischen Pollengröße, -färbung und -inhalt und wollte feststellen, welchen Einfluß das Milieu auf die Pollenbildung ausübt (Kapitel IV, V und VI).

Im Anschluß an die Pollenuntersuchungen habe ich auch zahlreiche Messungen zur Bestimmung der Längen von Staubblättern und Stempeln vorgenommen (Kapitel III) und dabei merkwürdige Anomalien angetroffen, wie mittlere Staubblätter bei Mittelgriffeln und Verkümmerung der langen Staubblätter bei Mittel- und Kurzgriffeln (Kapitel II).

Im I. Kapitel dieser Arbeit handelt es sich um das Verhältnis der drei Formen (Lang-, Mittel- und Kurzgriffel) im Freien. Dieses Kapitel steht in keinem direkten Zusammenhang mit den übrigen. Da jedoch die hier erörterten Fragen auch zum Heterostylie-Problem gehören, habe ich die diesbezüglichen Resultate mit in die vorliegende Arbeit hineingenommen.

I. Kapitel.

Das Verhältnis der Lang-, Mittel- und Kurzgriffel in der Natur.

Über das Verhältnis der verschiedenen Formen heterostyler Arten liegen, besonders für dimorph Heterostyle, zahlreiche Untersuchungen vor (s. Zusammenstellung bei von Ubisch 1925, S. 299). Abweichungen vom Verhältnis 1 : 1 sind bis jetzt nur in wenigen Fällen mit Sicherheit festgestellt worden, so von Correns (1921) und von Laibach (1923) bei Linum. Correns (1921) hat bei einjährigen Heterostylen ausgedehnte Zählungen an kultiviertem Material vorgenommen, da man nach seinem Dafürhalten bei ausdauernden Heterostylen mit einer „Vermehrung der Individuenzahl durch Zerfall eines Stockes in mehrere neue rechnen muß". Und es wäre möglich, „daß diese Teilung bei den verschiedenen Formen ungleich schnell eintritt, z. B. infolge schwächeren oder kräftigeren Wuchses" (1921, S. 98). Bei Linum grandiflorum stellte Correns ein deutliches Überwiegen der Langgriffel fest. Er nimmt an, daß möglicherweise für das Überwiegen der einen Form eine Verschiedenheit in der Pollenschlauchgeschwindigkeit in Betracht kommt (1921, S. 109). Laibach (1923, S. 155) hingegen zeigte für Linum austriacum, daß größere Wirksamkeit illegitimer Befruchtung bei den Langgriffeln die Ursache ist für das Überwiegen dieser Form.

Für Lythrum Salicaria haben wir Angaben von Darwin und Ubisch, die bei Ubisch (1921, S. 95) zusammengestellt sind:

	Langgriffel	Mittelgriffel	Kurzgriffel
Darwin: N. Wales	95	97	72
Hampshire	53	38	38
Kappert: Sorau N.-L.	64	36	44
Ubisch: Lichterfelde	31	21	35
„	115	119	31
Potsdam	55	51	43

Die Einzelbestimmungen weichen stark voneinander ab, im allgemeinen überwiegen aber die Langgriffel deutlich über die beiden anderen Formen.

Meine eigenen Untersuchungen wurden größtenteils in der Umgebung von Zürich vorgenommen, in Gräben und Sumpfwiesen (400 bis 500 m ü. M.). Am einfachsten sind die Bestimmungen in schmalen Gräben, wo die Pflanzen in natürlichen Reihen angeordnet sind, gut individualisiert werden können und sich meist auch leicht ausziehen lassen, falls man nicht ganz sicher ist, ob man einen oder zwei Stöcke der gleichen Form vor sich hat. In größeren, relativ trockenen Moorwiesen ist es natürlich nicht möglich, alle die tiefgründigen Stöcke auszuheben. Es ist mir aufgefallen, daß besonders ausgedehnte und kräftige Pflanzen meist Langgriffel waren. Zerfall eines Stockes in mehrere infolge Durchfaulens von Rhizomästen wurde auch häufig beobachtet. Auch Ubisch (1925, S. 305) spricht von einer ergiebigen Fortpflanzung durch Ausläufer. — Meist sind die Tochterindividuen aber sehr nahe beisammen. Von jeder Pflanze wurde eine Infloreszenz abgepflückt und in die Botanisierbüchse gepackt, die Zählungen wurden dann Zuhause vorgenommen.

Tabelle I. Verhältnis der Lang-, Mittel- und Kurzgriffel.

	Fundort	Anzahl der Pflanzen		
		Langgriffel	Mittelgriffel	Kurzgriffel
1922	Örlikon I	373	342	302
	„ II	252	216	192
	Rüschlikon I	321	293	238
	Kilchberg	166	158	156
	Lausanne	151	135	121
1923	Örlikon III	270	250	194
	Gattikon	264	334!	317
1924	Rüschlikon II	449	307!	368
	Summa	2246	2035	1888
	In Prozent:	36,4%	33%	30,6%
	Mittlere Fehler:	0,61%	0,59%	0,58%
	Differenzen:	Lg-Mi: 3,4%	Lg-Kz: 5,8%	Mi-Kz: 2,4%
	Mittlere Fehler der Differenzen:	0,85%	0,84%	0,84%
		Langgriffel	Mittelgriffel	Kurzgriffel
	Abweichungen vom Mittelwert (33,3%):	3,1%	0,3%	2,7%

Die Abweichungen der Lang- und der Kurzgriffel vom Mittelwert (33,3 %) sind also sichergestellt. Die Differenzen zwischen Lang- und Mittelgriffeln und zwischen Lang- und Kurzgriffeln sind als reelle Differenzen zu betrachten, während die Differenz zwischen Mittel- und Kurzgriffeln nicht mehr als dreimal größer ist als ihr mittlerer Fehler, und somit nicht ganz sichergestellt erscheint.

Durchgeht man die Einzelgruppen der Tabelle, so fällt auf, daß mit Ausnahme der vorletzten Gruppe die Langgriffel überall sehr deutlich überwiegen, was mit den oben zitierten Angaben anderer Autoren übereinstimmt. Die Mittelgriffel überwiegen ebenfalls deutlich über die Kurzgriffel, mit Ausnahme der letzten Gruppe.

Das Verhältnis der drei Formen von Lythrum Salicaria in der Natur ist nicht so, wie wir es nach den genetischen Formeln (Ubisch 1926) erwarten würden. Diese Formeln lassen nämlich erwarten, daß die Mittelgriffel die beiden anderen Formen an Zahl übertreffen, vorausgesetzt, daß alle die verschiedenen Typen jeder Form bei jeder der theoretisch möglichen legitimen Kreuzungen die gleiche Fruchtbarkeit zeigen, was nicht sehr wahrscheinlich ist.

Es ist sehr gut möglich, daß sich die drei Formen in ihrem vegetativen Verhalten unterscheiden. Wie schon erwähnt, scheinen die Langgriffel im allgemeinen etwas größer zu sein als die beiden anderen Formen und eine stärkere Neigung zu haben, in mehrere Stöcke zu zerfallen als diese. — Genaue Wägungen und Messungen müßten hier natürlich noch einsetzen, um den Tatsachen auf den Grund zu kommen.

Zusammenfassung I. An sieben unter acht verschiedenen Standorten wurden Langgriffel in überwiegender Zahl gefunden; nur an einem Standort überwogen die Mittelgriffel über die beiden anderen Formen. Unter insgesammt 6169 Individuen waren 36,4% Langgriffel, 33% Mittelgriffel und 30,6% Kurzgriffel. Die Differenz zwischen Lang- und Mittelgriffeln, sowie zwischen Lang- und Kurzgriffeln ist sichergestellt, diejenige zwischen Mittel- und Kurzgriffeln ist dagegen nicht größer als ihr dreifacher mittlerer Fehler. — Vielleicht kommt für das Überwiegen der Langgriffel eine stärkere vegetative Vermehrungsfähigkeit in Betracht. Im Durchschnitt scheinen nämlich die Langgriffel kräftiger entwickelt zu sein als die beiden anderen Formen.

II. Kapitel.

Anomalien in den Staubblattkreisen.

1. Verkümmerung der langen Staubblätter.

Bei entblätterten Pflanzen, aber auch ohne irgendwelchen Eingriff, kommt es vor, daß in einzelnen Blüten einer mittel- oder kurzgriffligen Pflanze einige oder alle langen Staubblätter zurückgebildet sind. Man findet dann nur noch kleine, wenige Millimeter lange Filament- und Antherenrudimente. Übergänge, d. h. stufenweise Verkümmerung ist hierbei nicht bemerkt worden. Ist nur ein Teil der Staubblätter ver-

kümmert, so sind die übrigen völlig normal ausgebildet. — Irgendwelche Beschädigungen durch Insekten kommen hier nicht in Frage.

In den Jahren 1922 und 1923 wurden in meinen Kulturen zusammen an 9 entblätterten und 5 unverletzten Pflanzen im ganzen 27 Blüten mit teilweiser, und 23 Blüten mit völliger Verkümmerung der langen Stamina genauer untersucht. Die mittleren, resp. kurzen Stamina sind in solchen Blüten immer gut entwickelt und von normaler Länge, ebenso die Stempel. Der Pollen ist bei den mittleren Stamina gelb oder grün. — Bei Verkümmerung aller langen Staubblätter haben wir Blüten vor uns mit nur einem (epipetalen) Staubblattkreis und einem Kreis von (episepalen) Staminodien.

2. Mittlere Staubblätter bei Mittelgriffeln.

Bei sehr kräftigen Pflanzen, besonders bei solchen, die in wassergetränktem Boden kultiviert wurden, konnte ich verschiedentlich einzelne Blüten mit je einem mittleren Staubblatt beobachten, dessen Anthere fast immer genau auf Narbenhöhe stand. — Barlow (1923 S. 136) beschreibt ganz analoge Fälle für Oxalis valdiviana.

Ich habe im ganzen 13 solcher Blüten bei 8 Pflanzen gefunden und an 9 Blüten sowohl Messungen der Staubblatt- und Stempellängen, als auch Farb-, Inhalts- und Größenbestimmungen aller drei Pollensorten vorgenommen (siehe Kapitel VI).

In 6 Fällen steht das mittlere Staubblatt in der Stellung eines langen, in 2 Fällen ist es überzählig und steht hinter einem kurzen Staubblatt, und in 2 Fällen zählt es doppelt (doppelte Anthere in 1 Fall), d. h. es vertritt 2 Staubblätter, nämlich 1 langes und 1 kurzes:

a) 6 Sepala, 6 Petala, 5 lange, 1 mittleres und 5 kurze Staubblätter;

b) 7 Sepala, 7 Petala, 6 lange, 1 mittleres und 6 kurze Staubblätter.

Keimversuche mit dem mittleren Pollen wurden in 2 Fällen vorgenommen und fielen positiv aus (Kultur auf Rohrzuckeragar).

Betreffend Inhalt und Färbung verhält sich der Pollen dieser Staubblätter wie solcher von normalen mittleren Staubblättern. Seine Färbung ist meist gelb, seltener grün (in 2 unter 13 Fällen). Im Durchschnitt ist er aber etwas größer als normaler mittlerer Pollen. — Die Größenbestimmungen sind im Kapitel über Pollengröße zusammengestellt.

Zusammenfassung II. An Mittel- und Kurzgriffeln können Blüten auftreten mit nur einem Staubblattsatz, d. h. der äußere Kreis, die langen Staubblätter, können völlig verkümmert sein bis auf ein

kleines Staminodium-artiges Rudiment. Es wurden auch Blüten gefunden, in welchen nur wenige Staubblätter des äußeren Kreises verkümmert, die übrigen dagegen völlig normal entwickelt waren. Der innere Kreis von Staubblättern ist in allen Fällen normal ausgebildet.

In einzelnen mittelgriffligen Blüten wurde je 1 mittleres Staubblatt gefunden, welches meist entweder 1 langes vertrat oder 1 langes und 1 kurzes, d. h. im letzteren Falle zählte es doppelt.

III. Kapitel.

Das Längenverhältnis von Stempel und Staubblättern.

Bei Knuth (1898, Bd. II, Fig. 129 und 130) finden wir Abbildungen von H. Müller, die die Heterostylieverhältnisse von Lythrum Salicaria darstellen. Die Längen der verschiedenen Teile des Sexualapparates einer Blüte verhalten sich normalerweise wie 3 : 2 : 1. Daß aber Abweichungen von dieser Proportion vorkommen, ist mehrfach beobachtet worden. Bonnier (1884, S. 242) spricht sogar von „une infinité de formes de fleurs". Das ist wohl übertrieben; daß die Variationen der Staubblatt- und Stempellängen aber sehr beträchtlich sein können, konstatierte auch Tischler (1918a, S. 465). Er sagt, daß der „faktische Grad von Heterostylie", d. h. der Abstand Narbe-Antheren bei gleichzeitig stäubenden Blüten derselben Pflanze bis zu 3 mm differieren kann.

Auch bei anderen Heterostylen wurden bedeutende Längenvariationen gefunden (Tischler 1918b, Gain 1905). Laibach (1925, S. 175) hat bei Linum-Arten genotypisch verschiedene Rassen mit bedeutenden Unterschieden in der Griffellänge bei den Langgriffeln festgestellt.

Ferner wurden bei Heterostylen schon früh vereinzelte sogenannte homostyle (= isostyle oder subheterostyle) Individuen angetroffen. Neuerdings hat Ernst (1925b) im Freien zahlreiche homostyle Lang- und Kurzgriffel von Primula viscosa All. gefunden. Ernst hat nachgewiesen, daß die homostylen Primeln keine mutativen Abänderungen darstellen (1924, S. 174—176). Er nimmt an, daß die Vererbung von Griffellänge und Antherenposition unabhängig voneinander erfolgen kann; Faktorenkoppelung wäre aber hier die Regel. Ausnahmsweise können dann homostyle Lang- und Kurzgriffel abgespalten werden.

Als Grundform, aus der sich die heterostylen Primeln ableiten, ist nach Ernst (1925a, S. 644) eine Form anzunehmen, bei welcher Narbe und Antheren gleich hoch stehen und zwar in der Mitte der

Kronröhre. Die verschiedenen Typen von heterostylen Primeln wären aus dieser Grundform hervorgegangen, einerseits durch Verlängerung, resp. Verkürzung des Griffels, andererseits durch Verlagerung der Antheren in die Fruchtknotenhöhle, resp. an den Kronröhrenschlund.

Stout (1925, S. 82—84) beschreibt auch für Lythrum Salicaria eine halb-homostyle, seine „semi-homomorphe" Form. Er sagt: „In this form the pistil and the set of longer stamens are almost of equal length and this length is about midway between the two lengths characteristic of the mid- and the long-length as seen in long- and in mid-styled plants". Die kurzen Staubblätter hatten hier normale Länge. Stout faßt seine semi-homomorphe Form als eine mutative Abänderung auf. In bezug auf die Pollenfärbung äußert er sich folgendermaßen: „yellow and purple anthers (des längeren Staubblattsatzes) were intermingled, with the yellow predominating". Die Narbenpapillen waren so groß oder größer wie bei normalen Langgriffeln. Es handelt sich hier also offenbar um Langgriffel mit verkürztem Griffel und verlängerten mittleren Staubblättern.

Theoretisch sind bei Lythrum Salicaria eine große Zahl von semi-homomorphen Formen möglich, und zwar sowohl durch Verlängerung oder Verkürzung der Griffel als auch der Staubblattkreise, eventuell auch durch Zusammenwirken von Staubblatt- und Griffelverlängerung resp. -verkürzung. Als theoretische Grundform, aus der sich die trimorph-heterostylen Lythrumformen ableiten, käme vielleicht ein „holo-homostyler" Mittelgriffel in Betracht, bei welchem beide Staubblattkreise die gleiche Länge hätten wie der Stempel. Die schon erwähnten Funde von mittleren Staubblättern bei Mittelgriffeln würden eventuell auf eine solche Grundform hinweisen.

Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhange, daß in der Gattung Lythrum zahlreiche „homöomorphe" Arten vorkommen mit 1—2 Staubblattkreisen, dann auch dimorph-heterostyle mit einem Staubblattkreis (Gruppe Pythagorea) und mit zwei verschieden langen Kreisen (Lythrum rotundifolium) (Köhne 1903). Außerdem findet die gelegentlich auftretende völlige oder teilweise Verkümmerung der langen Staubblätter bei Lythrum Salicaria ihre Parallele in dem „Schwinden der Stamina in einem oder beiden Kreisen" bei manchen homöomorphen Lythrum-Arten (Köhne 1885, S. 7 u. 8). So kann z. B. Lythrum hyssopifolia 2—12 Stamina haben, bei Lythrum nummularifolium fehlen häufig die epipetalen Stamina (Diagramme bei Köhne 1903, S. 9). Bei Lythrum Salicaria habe ich manchmal außerhalb des episepalen Kreises noch „überzählige" Stamina mit grünem oder gelbem Pollen

beobachtet; diese Stamina waren im obersten Teile des Achsenbechers inseriert.

Daß die Pollenfärbung mit der Staubblattlänge an und für sich nichts zu tun hat, wurde schon oben erwähnt. Das beweist auch Tischlers Beobachtung bei Lagerströmia (1918a, S. 472), wo ohne Heterostylie eine Differenzierung in grünen und gelben Pollen vorhanden ist. — Tischler ist der Meinung, daß trophische Einflüsse bei der Staubblattlänge und bei der Pollenfärbung von Lythrum Salicaria eine Rolle spielen.

Im Zusammenhang mit den später zu erwähnenden Pollenuntersuchungen habe ich bei meinen Kulturen zahlreiche Längenbestimmungen von Staubblättern und Stempeln vorgenommen.

An 240 Blüten von 34 langgriffligen Pflanzen,
240 Blüten von 41 mittelgriffligen Pflanzen und
220 Blüten von 33 kurzgriffligen Pflanzen

wurden die Längen der Stempel und Staubblätter gemessen. Ich berechnete die Mittelwerte und deren mittlere Fehler und habe sie im folgenden zusammengestellt.

Alle Messungen wurden am Tag des Aufblühens gemacht. —

Die Filamente sind ½—1 mm oberhalb der Stempelbasis in der Wandung des Achsenbechers inseriert. Die Messungen innerhalb einer Blüte sind aber jedesmal auf gleiches unteres Niveau und zwar auf Filamentbasis berechnet.

Trotzdem nicht von jeder Pflanze gleich viele Blüten untersucht wurden, glaube ich Mittelwerte berechnen zu dürfen, da bei verschiedenen Blüten einer und derselben Pflanze die absoluten Längen der Sexualorgane verschiedener sein können als bei verschiedenen Individuen.

Tabelle II. Längen der Sexualorgane. (Angaben in mm.)

		Minimum	Maximum	Mittelwert	mittlerer Fehler
Langgriffel: n = 240	Stempel	7	12,5	**9,95**	0.08
	Mittl. Sta. . . .	4	7,5	6,18	0,04
	Kurze Sta. . .	2	4	3,21	0,02
Mittelgriffel: n = 240	Lange Sta. . .	7,5	12	9,68	0,06
	Stempel	3,5	10	**6,48**	0,05
	Kurze Sta. . .	2	4,5	3,25	0,03
Kurzgriffel: n = 220	Lange Sta. . .	7,5	13	9,36	0,06
	Mittl. Sta. . . .	5	7,5	6,05	0,04
	Stempel	2,5	4,5	**3,28**	0,03

Die hier wiedergegebenen Messungen wurden ursprünglich nur im Zusammenhange mit Farb- und Größenbestimmungen des Pollens

vorgenommen, es ergab sich jedoch kein direkter Zusammenhang zwischen Pollenfarbe und Staubblattlänge.

Bei den meisten Individuen wurden 6—7 Blüten ausgemessen.

Überall sind die Stempel länger als der Proportion 3:2:1 entspricht, besonders die langen Griffel sind oft stark überlängt, was sich in noch stärkerem Maße äußern würde, wenn die Angaben auf Stempelbasis berechnet wären. Schon in der Figur von H. Müller (l. c.) kommt die Überlängung der längsten Staubblätter zum Ausdruck. [Nach Stout (1925, S. 82) sollen die langen Staubblätter der Mittelgriffel etwas kürzer sein als die der Kurzgriffel.]

Nun ist: $9{,}95 - 9{,}68 = 0{,}27 \pm 0{,}1$;
$9{,}68 - 9{,}36 = 0{,}32 \pm 0{,}09$;
$9{,}95 - 9{,}36 = 0{,}59 \pm 0{,}09$.

Das heißt: Die Differenz zwischen den Mittelwerten von Stempeln der Langgriffel und längsten Staubblättern von Mittelgriffeln ist nicht ganz dreimal so groß wie ihr mittlerer Fehler, während die Differenz zwischen den langen Staubblättern von Mittel- und Kurzgriffeln sichergestellt ist, sowie auch diejenige zwischen Stempeln der Langgriffel und langen Staubblättern der Kurzgriffel.

Ferner ist: $6{,}18 - 6{,}05 = 0{,}13 \pm 0{,}06$;
$6{,}48 - 6{,}05 = 0{,}43 \pm 0{,}07$;
$6{,}48 - 6{,}18 = 0{,}30 \pm 0{,}07$.

Die mittleren Staubblätter der Langgriffel sind also wahrscheinlich nicht länger als die der Kurzgriffel, die Stempel der Mittelgriffel sind hingegen entschieden länger als die mittleren Staubblätter der beiden anderen Formen.

Es sei noch daran erinnert, daß die mittleren Staubblätter bei den Lang- und Kurzgriffeln nicht auf demselben Kreise stehen und daß ihre Antheren bei den Langgriffeln größer sind.

Die kurzen Stempel sind, absolut genommen, nicht länger als die kurzen Staubblätter der beiden anderen Formen; sie sind aber, wie schon erwähnt, in bezug auf die Staubblätter der eigenen Form etwas überlängt, wie sich leicht aus der obigen Tabelle berechnen läßt.

Die kurzgrifflige Form erscheint bei meinem Untersuchungsmaterial die am schwächsten entwickelte zu sein.

Die Variationsbreiten sind bei allen drei Formen sehr beträchtlich, so daß die Narben bei dem einen Langgriffel so tief stehen können wie bei einem zweiten die mittleren Staubblätter. Das natürlich nur in extremen Fällen.

Tabelle III. Extreme Längenverhältnisse bei Lang-, Mittel- und Kurzgriffeln. (Angaben in mm.)

Langgriffel			Mittelgriffel			Kurzgriffel		
Ste	mi	kz	lg	Ste	kz	lg	mi	Ste
7,5	5	2,5	7,5	5	2,5	7,5	5	3
11,5	7,5	3,5	12	8	4	11,5	7,5	4

Dann noch einige Beispiele für sehr abnorme Proportionen:

Tabelle IV. Abnorme Proportionen in den Längenverhältnissen der Sexualorgane. (Angaben in mm.)

Langgriffel			Mittelgriffel			Kurzgriffel		
Ste	mi	kz	lg	Ste	kz	lg	mi	Ste
*7,5	6,5	3	8,5	7	3,5	7,5	5	3,5
*8	7	3	9	5,5	3	8,5	5,5	4
12,5	6,5	3,5	11,5	10	3,5	11	5,5	2,5
			**7	4	3	11	7	4
			**7	3,5	3			

Die mit * bezeichneten Angaben beziehen sich auf meine Pflanze Nr. 150; hier ergaben Messungen an 18 Blüten nirgends einen Abstand Narbe—Antheren, der größer gewesen wäre als 1,5 mm. Die mit ** bezeichneten Angaben betreffen Pflanze Nr. 60; bei 13 gemessenen Blüten war der Abstand Narbe—Antheren nirgends größer als 1 mm.

Es gibt innerhalb jeder der drei Formen Individuen mit sehr kurzen und solche mit sehr langen Stempeln, dasselbe gilt für die Staubblätter. — Pflanze 150 kommt der „semi-homomorphen" Form von Stout (l. c.) sehr nahe.

Man kann diese Abweichungen in folgender Weise bezeichnen:

Lg_{mi}	mi	kz	(semi-homomorphe Form von Stout);				
Lg	mi_{Lg}	kz	(Langgriffel 2 der Tabelle IV:	**8**	7	3),
lg	Mi_{lg}	kz	(Mittelgriffel 3 der Tabelle IV:	11,5	**10**	3,5);
lg	Mi_{kz}	kz	(Mittelgriffel 5 der Tabelle IV:	7	**3,5**	3).

Die Verschiedenheiten in der Länge der Sexualorgane sind auf demselben Individuum bei gleichzeitig stäubenden Blüten im ganzen unbeträchtlich; bei Blüten, die im Dichasium verschiedene Stellung haben, sind ebenfalls keine wesentlichen Differenzen festgestellt worden. Zu verschiedenen Zeiten können jedoch infolge von Witterungsunterschieden, eventuell auch durch Entblätterung beträchtliche Verschiedenheiten in den absoluten Längen auftreten, wobei aber die Proportionen sich ziemlich gleich bleiben.

Tabelle V. Verschiedene Längen bei derselben Pflanze.

Beispiele:	Langgriffel Nr. 72:	**10**	6,5	3,	später:	8	5	2,5
	Mittelgriffel Nr. 27:	7,5	5	2,5,	später:	9,5	**6,5**	3,5

Es ließen sich hier noch weitere Beispiele in großer Zahl anführen.

Bekanntlich sind nun die einzelnen Filamente eines Staubblattsatzes meist nicht alle gleich lang. Die medianen unteren sind die längsten, die medianen oberen die kürzesten. (Alle Filamente sind dabei geotropisch aufgekrümmt.) Bei allen Blüten wurden mindestens kürzeste und längste Staubblätter eines jeden Kreises gemessen und das Mittel genommen für die Berechnung der Tabellen.

Tabelle VI. Längenunterschiede der verschiedenen Staubblätter eines Kreises.

1) Lange Staubblätter:	10	10,5	11	11	10,5	10; Mittel 10,5
2) Mittl. Staubblätter:	5,5	6	6,5	6,5	6	5,5; Mittel 6
3) Kurze Staubblätter:	2,5	3	3,5	3,5	3	2,5; Mittel 3

Es kommen auch Pflanzen vor mit sehr steil aufgerichteten, fast aktinomorphen Blüten. — Die Längendifferenzen der Filamente sind unter dem Einfluß der Schwerkraft entstanden. Man kann nämlich durch künstliches Festhalten eines Teiles der Infloreszenzachse in umgekehrter Lage eine Inversion im Bau der Blüten bewirken: 14 Tage nach dem Eingriff zeigten an mehreren so behandelten Pflanzen alle neu geöffneten Blüten eine vollkommene Umkehrung der Filamentlängen, der neuen Lage in bezug auf die Schwerkraft entsprechend. Die morphologisch oberen, jetzt räumlich unteren medianen Filamente sind nunmehr die längsten. Die Blüten sehen, auch bezüglich geotropischer Aufrichtung von Griffel und Filamenten genau aus wie normale, die scheinbar um 180° gedreht sind.

Tabelle VII. Umkehrversuche: Längen der Staubblätter.
(Angaben in mm.)

Beispiele:	Langgriffel,	mittlere	Staubblätter	7	6,5	6	6	6,5
		kurze	„	3,5	3,5	3	3	3,5
	Mittelgriffel,	lange	„	11	10,5	10	10	10.5
		kurze	„	4	3,5	3	3	3,5

Bei 4 Pflanzen wurden je 7 Blüten ausgemessen. Die kürzesten Staubblätter eines jeden Staubblattsatzes, die in der Mitte der Zahlenreihen stehen, sind die räumlich oberen, morphologisch (in bezug auf die normale Lage der Infloreszenzachse) unteren, die sonst die längsten sind.

Die im II. Kapitel erörterten abnormen mittleren Staubblätter haben keine bestimmte Stellung in bezug auf die mediane Symmetrale der Blüten. Ihre Länge entspricht fast genau der Stempellänge.

Bei Blüten, in welchen die langen Staubblätter verkümmert sind, haben die mittleren oder kurzen Staubblätter normale Länge im Verhältnis zum Stempel (Messungen an 12 Blüten).

Tabelle VIII. Längen der abnormen mittleren Staubblätter. (Angaben in mm.)

Pflanze	lg	mi	Ste	kz
110	11	8	9	3,5
	9,5	6	6	3,5
	9,5	6	6,5	3,5
111	11,5	8	7	3,5
	11	7	7,5	4
22	10,5	6,5	6,5	3
	11	8	7	3
40	10	6,5	6,5	3,5
6	8,5	5	5	3
100	9,5	7	7	3,5
98	10	7,5	7	4

Tabelle IX. Längen der mittleren Staubblätter bei Verkümmerung der langen.

Pflanze	mi Sta	Ste		lg	mi	Ste
35	4	2,5	normale Blüte:	8	5,5	3,5
	5,5	3,5				
5	5,5	3	normale Blüten:	8	5	2,5
	6,5	3		9	6,5	3
	6	3				

Zusammenfassung III. Die Langgriffel haben bei meinem Material die durchschnittlich längsten, die Kurzgriffel die durchschnittlich kürzesten Sexualorgane. Die Längenverhältnisse der Staubblätter und Stempel entsprechen durchaus nicht immer der Proportion 3 : 2 : 1. Es kommen verschiedene Typen vor, bei welchen einer der Staubblattkreise der Narbe stark genähert ist. Im allgemeinen sind bei allen drei Formen die Stempel in bezug auf die Staubblätter überlängt; es kommen aber auch Individuen mit verkürzten Stempeln vor.

Auch die absoluten Längen der Sexualorgane variieren stark, sogar auf ein und demselben Individuum. Wir müssen hier trophische Einflüsse annehmen.

Der zygomorphe Bau des Sexualapparates wird durch die Schwerkraft ausgelöst, was durch Umkehrversuche bewiesen wurde.

Pollenfärbung und Staubblattlänge stehen nicht in kausalem Zusammenhang, wie bisher angenommen wurde; mittlere Staubblätter können nämlich unter Umständen grünen Pollen ausbilden, lange Staubblätter gelben.

In den Blüten, deren lange Staubblätter verkümmert sind, zeigen die mittleren oder kurzen normale Längenverhältnisse zum Stempel.

Abnorme mittlere Staubblätter in mittelgriffligen Blüten haben fast immer Stempellänge.

IV. Kapitel.

Die Pollenfärbung.

1. Zur Chemie der Pollenfärbung.

Den Ausgangspunkt für meine Pollenstudien bei Lythrum Salicaria bildeten Beobachtungen im Freien, wo ich zahlreiche Individuen mit abnormer Pollenfärbung fand.

Bekanntlich besitzt Lythrum Salicaria drei verschiedene (eigentlich sechs) Pollenkategorien, die im folgenden als **lg**, **mi** und **kz** P (d. h. Pollen der langen, mittleren und kurzen Staubblätter) bezeichnet werden sollen. Die Pflanzen selbst (Lang-, Mittel- und Kurzgriffel) seien mit **Lg**, **Mi** und **Kz** bezeichnet.

Der lg P ist normalerweise smaragdgrün, mi und kz P sind zitronengelb. Daß Abweichungen von diesem Verhalten vorkommen, stellte schon Darwin (1877, S. 128) fest. Auch Köhne (1885, S. 44) beobachtete ein Individuum mit gelbem lg P. Ubisch (1921, S. 96) meint, diese Ausnahme sei vielleicht auf lokale Lichtwirkung zurückzuführen. Neuerdings fand Stout (1925, S. 82—84) bei seiner neuen „semi-homomorphen" Form zahlreiche Fälle von abnormer Pollenfärbung, und zwar in denjenigen Antheren, die auf Narbenhöhe stehen. Er bemerkt noch dazu, daß auch sonst bei Langgriffeln die mittleren Antheren „dunkle" Färbung zeigen können. Barlow (1923, S. 134) hat ebenfalls Abweichungen von der normalen Pollenfärbung beobachtet.

Es ist bisher noch nicht eingehend untersucht worden, durch welche Art von Substanzen die Färbungen des gelben und des grünen Lythrumpollens hervorgebracht werden. Tischler (1917, S. 460) glaubt, es seien balsamartige Stoffe in der Exine, die die Färbung verursachen. Von Beobachtungen bei Lagerströmia ausgehend, wo manchmal in ein und demselben Staubblatt ½ Anthere gelben, die andere Hälfte grünen Pollen enthalten kann, vermutet Tischler, daß die Färbungsunterschiede trophisch bedingt seien und an und für sich mit der Heterostylie nichts zu tun hätten. Möbius, der verschiedene Pollenfärbungen untersuchte (1923), spricht nicht von Lythrum. —

Da die grüne Pollenfarbe bei Lythrum Salicaria sehr variabel ist und alle Übergänge von hellgelbgrün bis dunkelblaugrün zeigen kann, vermutete ich Mischfärbungen durch einen blauen und einen gelben Farbstoff in wechselnden Mengenverhältnissen. Durch Auspressen des Zellinhalts läßt sich sowohl beim gelben, wie beim grünen Pollen zeigen, daß die Farbstoffe in der Membran, und zwar in der Exine lokalisiert sind.

Behandelt man den grünen Pollen mit Salzsäure, so wird er sofort intensiv rosa. Ich glaubte daher, einen anthocyanartigen Farbstoff vor mir zu haben. Daß nämlich Anthocyane auch in Membranen vorkommen, zeigten Nägeli und Schwendener (1877, S. 504) für die Samenschale von Abrus precatorius und Herzfelder (1921) für rotgefärbte Moosblätter.

Kleine Mengen von grünem Pollen ergaben zum Teil im Reagenzglas, zum Teil auf dem Objektträger, die folgenden Reaktionen:

Farbstoff: 1. in Wasser nicht löslich (vgl. Herzfelder 1921);

2. in 10% HCl schwer löslich;

3. in Äthylalkohol schwer löslich;

4. gut löslich in angesäuertem Alkohol (ein Teil des Farbstoffes bleibt aber auch hier noch in der Membran zurück), Färbung der Lösung rosa;

5. beim Kochen in absol. Alkohol verschwindet die grünliche Färbung der Lösung, bei nachträglichem Zusatz von HCl tritt (auch in der Kälte) Rotfärbung auf, die durch Zusatz von

6. K_2CO_3 oder NH_4OH in eine gelbgrüne Färbung übergeht;

7. Bleiazetat entfärbt die filtrierte saure alkoholische Lösung unter Bildung eines grünlichblauen Niederschlags.

Die Reaktionen auf dem Objektträger wurden in der Weise ausgeführt, daß ich zum lufttrockenen Pollen die gelösten Reagenzien tropfenweise zusetzte und nachher den Polleninhalt auspreßte. (Alle Angaben betreffen die Reaktionen der Exine.)

Exine: 1. mit $CaCO_3$ deutlich blau;

2. mit Kaliumazetat zuerst violett, dann grün;

3. mit ammoniakalischer $AgNO_3$-Lösung: Braunfärbung (6 dunklere und 6 hellere Sektoren, den verstärkten und dünnen Stellen der Exine entsprechend);

4. mit $FeCl_3$: ein Teil der Farbe löst sich sofort und gibt einen dunkelgrünen Niederschlag, die Membran selbst wird stark violett.

Aus den angeführten Reaktionen geht mit einiger Sicherheit hervor, daß in der Membran des grünen Pollens Anthocyan-Farbstoffe vorhanden sind (s. Anthocyan-Reaktionen bei Willstätter und Mitarbeitern 1913, 1914, 1916). Ob es sich um ein Anthocyanin oder ein Anthocyanidin handelt, läßt sich nicht leicht ermitteln wegen der schlechten Löslichkeit des Farbstoffes in wässeriger HCl-Lösung. Diese ist nämlich zu blaß, um erkennen zu können, ob beim Ausschütteln mit Amylalkohol letzterer die Farbe aufnimmt oder nicht. — Willstätter (1913, S. 230) verzeichnet für Cyanidin Aufhellung beim Kochen in

Alkohol, wobei die Färbung in heißer HCl-Lösung zurückkehrt. In meinen mehrfach wiederholten Versuchen kehrte sie aber auch in kalter HCl-Lösung wieder (s. oben).

Bei allen Versuchen mit grünem Pollen ist natürlich zu berücksichtigen, daß neben dem blauen noch ein gelber Farbstoff da ist, wodurch gewisse Mischreaktionen auftreten. So ließe sich der grüne statt (für Anthocyan charakteristische) blaue Niederschlag mit Bleiazetat, der ebenfalls grüne mit $FeCl_3$ (neben Violettfärbung) erklären (s. weiter unten die Reaktionen des gelben Pollens).

Verfolgt man die Entstehung der grünen Pollenfärbung in den unreifen Antheren, so kann man beobachten, daß die Exine erst sehr spät grün wird. Es ist unter dem Mikroskop sehr schwer zu beurteilen, ob der Farbstoff aus dem Tapetum in die Exine eingelagert wird oder aus dem Innern der Pollenkörner in die Exine gelangt. Ich halte das erstere für wahrscheinlicher. Gelber und grüner Pollen haben eine gemeinsame hellgelbe Vorstufe, die nicht dem intensiven Gelb des reifen gelben Pollens entspricht. Beim grünen Pollen tritt erst einen Tag vor der Anthese die Grünfärbung ganz schwach auf.

Gelber Pollen von Lythrum Salicaria (gleichgültig ob er aus langen, mittleren oder kurzen Staubblättern stammt) gibt die für Flavonfarbstoffe charakteristischen Reaktionen (vgl. Klein 1921, 1922; Klein und Werner 1925). Die Reaktionen wurden zum Teil im Reagenzglas, zum Teil auf dem Objektträger ausgeführt. Alle Reaktionen beziehen sich auch hier auf die Exine.

Farbstoff: 1. in Wasser nicht löslich;

2. in starkem Äthylalkohol löslich, Membran aber noch schwach gelb bleibend;

3. mit KOH und NH_4OH gelb; in NH_4OH löst sich der Farbstoff vollständig;

4. mit HCl gelb;

5. mit konz. H_2SO_4 dunkelgelb;

6. mit alkoholischer Bleiazetatlösung: gelber bis brauner Niederschlag;

7. mit ammoniakalischer $AgNO_3$-Lösung: Membran braun, genau wie beim grünen Pollen;

8. $FeCl_3$ löst den Farbstoff unter Bildung eines gelbgrünen Niederschlages, die Membran selber wird ebenfalls grün.

Es sei in diesem Zusammenhange nochmals darauf hingewiesen, daß sich die NH_4OH-, die $FeCl_3$- und die Bleiazetat-Reaktionen des

grünen Pollens nur als Mischreaktionen eines Anthocyan- mit einem Flavonfarbstoff erklären lassen.

Als charakteristisch für Flavonfarbstoffe wird ferner ihre Reduzierbarkeit zu roten Farbstoffen angegeben (Willstätter 1914, Noack 1918, Klein 1920). Willstätter reduzierte bei 35° Quercetin zu Cyanidin, mit Hg, Mg und HCl in äthylalkoholischer Lösung; das ebenfalls rote Allocyanidin, welches bei tieferer Temperatur aus Quercetin entsteht, wird bei dieser Temperatur zerstört. Noack (1918, S. 574) führte die Reduktion der Flavone mit Zinkstaub und HCl in amylalkoholischer Lösung aus. — Die Reduktion nach Noack ist mir bis jetzt noch nicht gelungen, nach der Methode von Willstätter erhielt ich jedoch in wiederholten Versuchen ein rotes Reduktionsprodukt aus der gelben Farbstofflösung. Die Farbtöne dieser reduzierten Lösung stimmen gut mit der Farbe der roten, aus grünem Pollen erhaltenen Lösungen überein. — Beim Erhitzen auf den Siedepunkt ist dieses rote Reduktionsprodukt beständig, hält sich aber in saurer Lösung nicht länger als einen Tag, während sich echtes Anthocyan länger halten sollte. Man muß jedoch berücksichtigen, daß beim Lösen des gelben Membranfarbstoffes in Alkohol möglicherweise noch Substanzen aus dem Zellinhalt in Lösung gegangen sind, welche den Farbstoff nachträglich verändern können.

Es sei noch beigefügt, daß auch bei anderen Pflanzen aus verschiedenen Familien Anthocyan-Farbstoffe in der Exine des Pollens wahrscheinlich gemacht wurden. Der grüne Pollen von Dictamnus Fraxinella, von Hippeastrum Reginae, von Papaver Rhoeas und von Epilobium angustifolium färbt sich mit HCl ebenfalls rot, ebenso der bläuliche von Dianthus deltoides und chinensis und der violette von Papaver orientale. — Der rötliche Pollen von Knautia arvensis wird mit NH_3-Dämpfen zuerst bläulich, dann deutlich grün. — Durch Auspressen des Zellinhaltes kann man bei allen genannten Arten feststellen, daß sich der Farbstoff in der Membran befindet.

2. Zur Physiologie der Pollenfärbung.

In einem Vortrag, den ich im Herbst 1921 in der Zürcherischen Botanischen Gesellschaft hielt, machte ich die erste Mitteilung meiner Beobachtungen über abnorm gefärbten Pollen bei Lythrum Salicaria. Ich habe seither im Freien, sowie in meinen Kulturen sehr häufig sowohl gelben lg P, als auch grünen mi P beobachten können.

1. Gelber lg P tritt fast ausschließlich bei solchen Pflanzen auf, die von grünen Läusen (Myaphis Lythri?) oder von Thrips-

Arten befallen worden sind. Die Läuse beschädigen meist ganze Blüten oder Teilinfloreszenzen, indem sie Achsenbecher und Infloreszenzachsen von außen benagen, während man die Thrips-Arten stets im Innern der Blüten findet. Die Wirkung dieser Thrips ist ganz lokal, und betrifft oft nur 1—2 Antheren einer Blüte, die Fraßspuren dieser Tiere sind dann an den betreffenden Filamenten immer sehr deutlich zu erkennen. — Je nach dem Grade der Beschädigung resultiert hellgrüne bis gelbe Färbung des lg P.

Da ganz verschiedene Tiergattungen durch Beschädigung der Zuleitungsbahnen der Antheren (nie der Antheren selbst) gelbe Färbung beim langen Pollen verursachen, hat man es wahrscheinlich nicht mit spezifischen Ausscheidungen dieser Tiere zu tun. Es handelt sich vielmehr um eine Unterbrechung der Zuleitungsbahnen oder um Entzug von Nährstoffen aus diesen Bahnen. — Es kommt auch vor, daß das Leitbündel, das ins Filament führt, nur in seinem untersten Teil, d. h. innerhalb der Wandung des Achsenbechers beschädigt worden ist; aber auch in solchen Fällen resultiert eine Änderung in der Pollenfärbung, oder vielmehr: es bildet sich hellgrüner oder gelber statt grüner lg P.

Man sollte nun meinen, es wäre leicht, künstlich das Tierexperiment nachzuahmen, indem man den Blüten auf andere Art Nährstoffe entzieht. — Es ist mir jedoch bis jetzt nur in wenigen Fällen gelungen, im Experiment willkürlich die Bildung von gelbem (statt grünem) lg P zu veranlassen.

Da das Naturexperiment zeigt, daß die Beschädigung in schon relativ vorgerücktem Stadium genügt, um gelben lg P hervorzubringen, so wurden die künstlichen Eingriffe alle erst vorgenommen, nachdem sich die ersten Blüten einer Infloreszenz schon geöffnet hatten. Dann hat man die ersten (normalen) Blüten als Kontrollmaterial für die später erscheinenden, durch das Experiment beeinflußten.

2. Künstlich gelingt es bisweilen durch Einstiche (mit Stahlnadeln) in die jungen Blütenknospen, die Zuleitungsbahnen zu den Antheren so zu schädigen, daß, wie im Tierexperiment, hellgrüner oder gelber lg P entsteht. — Bei 33 näher verfolgten Einstichversuchen (in den Jahren 1922 und 1924) erhielt ich in 10 Fällen hellgrünen Pollen (Farbstimmungen nach Klincksieck und Valette: Code des Couleurs) mit den Farbtönen Nos. 286, 306, 311, 261. Dieser enthielt meist ziemlich viel bis sehr viel Stärke. Weiterhin trat in 20 Fällen blaßgelber Pollen auf, der in 9 Fällen ganz taub war, bei den übrigen wenig bis viel Stärke enthielt. Es kam auch vor, daß ½ Anthere

grünen, ½ gelben Pollen führte, wenn die Verletzung des Filamentes einseitig ausgefallen war. Alle diese Resultate traten am 5. bis 7. Tage nach den Eingriffen auf. Alle nicht verletzten Staubblätter der gleichen Blüten hatten normal grünen lg P, so daß also die Wirkung der Beschädigung auch hier eine ganz lokale ist. Es wurde natürlich darauf geachtet, daß keine Tierbeschädigungen mit im Spiele waren. — Die größte Zahl meiner Einstichversuche führte übrigens zu völliger Verkümmerung des Pollens.

3. Umpflanzen der Rhizome oder Zurückschneiden der Triebe im Herbst, im Frühjahr oder sogar in der Mitte der Vegetationsperiode, hat keinen bestimmenden Einfluß auf die Pollenfärbung bei den neu entstandenen Infloreszenzen, wie stark die Beschädigung der Rhizome auch immer sein mag. — Fast alle Pflanzen, an denen die vorliegenden Untersuchungen gemacht wurden (ca. 300 Stöcke), entstammen Moorwiesen aus der Umgebung von Zürich; nur wenige (ca. 30) habe ich selbst aus Samen gezogen. Auch diese wurden öfters umgepflanzt. Die Pflanzen aus den Moorwiesen habe ich teilweise im September, teilweise im April und Mai in die Beete gebracht. Es waren immer viele verstümmelte oder schon ausgetriebene dabei. — Die Lythrum-Rhizome sind außerordentlich widerstandsfähig: große Rhizome lassen sich in drei bei vier Teile zerlegen, die sämtlich wieder ausschlagen. Auf diese Weise kann man gut parallele Versuche mit verschiedenen Teilen eines Individuums vornehmen.

4. Verdunkelung ganzer Pflanzen oder einzelner Infloreszenzen (Versuche an 16 Pflanzen) mit Holzkistchen, oder besser mit Papierdüten, die außen weiß und innen schwarz sind, führt nach einigen Tagen schon zur Verkümmerung der oberen Blütenknospen. Außerdem verschwindet das Anthocyan aus den Brakteen, Infloreszenzachsen und Achsenbechern, und sogar die Petala der im Dunkeln erblühten Blüten zeigen geringere Anthocyanbildung. Die Pollenfärbung dieser Blüten weist jedoch keinerlei Veränderung auf. — Das gleiche gilt für abgeschnittene Infloreszenzen, die im dunkeln Zimmer gehalten werden.

5. Kulturen ohne Nitrat führen im allgemeinen zu einer Änderung des Anthocyangehaltes (vgl. Czartkowski 1914).

Am 13. April 1923 wurden 25 Rhizome halbiert, die Halbpflanzen A. kamen in Van der Cronesche Nährlösung mit Nitrat, die Halbpflanzen B. in modifizierte Van der Croneschen Lösung ohne Nitrat. Die Lösungen A. und B. enthielten fast genau gleich viel Kalium; sie wurden alle 14 Tage vollständig erneuert und in der Zwischenzeit das

verdunstete Wasser ersetzt. Sie kamen in paraffinierte Steinguttöpfe, die 1 l faßten und in die Erde eingelassen waren. Die Pflanzen wurden mit Korkscheiben auf den Töpfen fixiert. Alle Pflanzen erreichten eine Höhe von mindestens 1 m und blühten vom 26. Juni an. In den Pollenfärbungen zeigten sich keinerlei Differenzen. Hingegen trat in den vegetativen Organen der Kulturen ohne Nitrat sehr reichliche Anthocyanbildung auf (diese Kulturen waren weniger stark verzweigt und weniger kräftig als die anderen, entwickelten jedoch schönere Blüten).

Düngung mit KNO_3 oder mit Stallmist bewirkte ebensowenig eine Änderung in der Pollenfärbung wie die obengenannten Kulturen.

6. Durch Einstellen in Zuckerlösungen erzielten Overton (1899) und Noack (1922) vermehrte Anthocyanbildung in vegetativen Organen. Bei Blütenanthocyanen konnten die genannten Autoren aber keine Änderungen hervorrufen durch Zuckerzufuhr. — Ich stellte abgeschnittene Infloreszenzen von Lythrum während 10 Tagen in (öfters gewechselte) 5—10%ige Rohr- und Traubenzuckerlösungen. Die Infloreszenzen entwickelten während dieser Zeit weitere Blüten (im Freien aufgestellt), in der Pollenfärbung trat aber keinerlei Änderung auf.

7. Entblätterung der ganzen Pflanze zu Beginn der Blühperiode führte (im Jahre 1922) bei 19 von 28 Individuen (14 Lg und 14 Kz) zur Bildung von grünem mi P, aber meist nicht bei sämtlichen Blüten einer Pflanze. Die Entblätterung hatte dagegen keinerlei Einfluß auf die Färbung des lg P.

8. Ringelungen bis auf den Holzkörper und tiefe Einkerbungen in Rinde und Holzkörper bei 30 Pflanzen hatte meist keine oder nur ganz geringe Änderungen der Pollenfärbung zur Folge. War die Verletzung sehr stark, so öffneten sich nach einiger Zeit (etwa einer Woche) keine weiteren Blüten mehr.

9. Sehr häufig bildet sich grüner mi P spontan nach Perioden von trockenem, schönen Wetter. — Bei Pflanzen, die in wasserdurchtränktem Boden wuchsen, habe ich dagegen nur selten grünen mi P beobachtet.

1922 trat in meinen Kulturen an 11 Pflanzen spontan grüner mi P auf (unter 80 Individuen); **1923** an 3 Pflanzen, **1924** an 2; **1925** nur an 8 unter mehr als 250 Individuen.

Ein Vergleich der Witterungsverhältnisse der Jahre 1922—1925 gibt für das Jahr 1922 einen viel sonnigeren und trockeneren Mai wie für die folgenden Jahre; der Sommer 1924 war besonders naß. — Der Sommer 1926 war naß bis Mitte Juli, dann trocken und sonnig: im

August beobachtete ich auch in diesem Jahre wieder eine größere Anzahl von Pflanzen mit grünem mi P in meinen Beeten.

Manche Pflanzen haben eine stärkere Tendenz zur Bildung von grünem mi P als andere: so zeigten meine Langgriffel 37 und 41 in den Jahren 1922 und 1923 grünen mi P; Pflanze 276 (Kurzgriffel) hatte sowohl 1924 wie 1925 in fast allen Blüten grünen mi P, und zwar spontan. — Dagegen waren andere Individuen auch durch Entblätterung nicht zur Bildung von grünem mi P zu bringen, so z. B. die Langgriffel 7 und 9 (1922 und 1923).

10. Durch Trockensetzen von 20 Pflanzen, die zu Beginn ihrer Blühperiode in Wasser standen und normalen Pollen hatten, gelang es bei 6 Pflanzen in einzelnen Blüten grünen mi P zu erhalten (1925 und 1926). Die Pflanzen befanden sich in großen Blumentöpfen, die von April bis Anfang Juni im Bassin der Institutsterrasse waren und dann herausgenommen und im Freien einer langsamen Austrocknung ausgesetzt wurden. — Bei den meisten verkümmerten die Blütenknospen sehr rasch.

11. Pflanzen, die von Beginn der Vegetationsperiode an so trocken wie möglich gehalten wurden, bildeten nur kleine, magere Infloreszenzen aus. Die Blüten derselben waren aber dann durchaus normal in bezug auf die Pollenfärbung, sowie auch die Längenverhältnisse aller Blütenteile. Hier liegen aber erst Versuche an 12 Pflanzen (6 Lg und 6 Kz) vor.

12. Bei einer meiner Beetpflanzen (Nr. 58) waren aus unbekannter Ursache im Jahre 1922 die Blätter braun geworden. Hier entstanden nun in der Folge spontan zahlreiche Blüten mit gelbem und hellgrünem lg P, der außerordentlich klein und zum Teil steril war.

Die vorliegenden Untersuchungen zeigen, daß die Pollenfärbung zum Teil von trophischen Einflüssen abhängig ist. Die kausalen Zusammenhänge von Milieu und Pollenfarbe konnten aber bis jetzt noch nicht einwandfrei ermittelt werden.

Je nach den Anfangsbedingungen, unter denen das Rhizom kultiviert wird, werden größere oder kleinere Infloreszenzen gebildet. Jedes Individuum legt zu Beginn der Vegetationsperiode eine mehr oder weniger große Anzahl von Blüten an, und zwar so viele, als unter den zu dieser Zeit gegebenen Bedingungen zu normaler Entwicklung kommen könnten. Erst eine nachträgliche Änderung der Außenbedingungen vermag dann unter Umständen zu Abnormitäten zu führen oder zur Verkümmerung der Blütenknospen.

Pollenfarbentabellen.

Die nachfolgenden Tabellen sollen eine Übersicht geben über alle beobachteten Schattierungen der Pollenfärbungen von Lythrum Salicaria. Etwa 1500 Pollenproben wurden genau auf ihre Farbe hin untersucht, dazu kommen dann noch eine große Anzahl von approximativen Bestimmungen. — Die Farbbestimmungen wurden in der Weise vorgenommen, daß ein Häufchen Pollen aus einer Anthere oder von einem ganzen Staubblattsatz einer Blüte auf dem Objektträger sukzessive auf verschiedene Farbtäfelchen des „Code des Couleur" von Klincksieck und Valette gebracht wurde bis zu möglichst genauer Übereinstimmung.

Bei den kurzen Staubblättern habe ich bis jetzt immer nur gelben Pollen angetroffen (211), mit einer einzigen Ausnahme (261 = sehr helles Grün, bei Pflanze Nr. 60). Es ist natürlich gut möglich, daß kz P unter besonderen Ernährungsbedingungen ebenfalls grüne Färbung annehmen könnte, wie die beiden anderen Pollenkategorien.

Beim Pollen der mittleren Staubblätter ist die häufigste, die „normale" Pollenfärbung, ein zitronengelber Farbton (211). Mi P kann aber alle Färbungsabstufungen annehmen zwischen hellgrüngelb und dunkelgrün (326).

Tabelle X. Farbtabelle für mittleren Pollen.

216, 211, 206, 241, 236, 231, 261, 256 (hellgelbgrün), 257, 251, 291, 286, 281, 276, 316, 311, 306, 301 (saftgrün), 336, 331, 326.

Beim Pollen der langen Staubblätter findet man normalerweise mittelgrüne bis dunkelblaugrüne Färbung. Daß er auch gelb und hellgrün sein kann, wurde schon erwähnt.

Tabelle XI. Farbtabelle für langen Pollen.

216, 211, 241, 236, 261, 256, 253, 286, 281, 311, 306, 301, 302, 341, 336, 331, 332, 338, 326, 328, 361, 356 (dunkel blaugrün).

Die Tabellen zeigen, daß mi P und lg P genau die gleichen Färbungen aufweisen können; dies sogar unter Umständen in ein und derselben Blüte. Ich fand bisweilen kurzgrifflige Blüten, in welchen der Pollen der langen Staubblätter heller grün war als derjenige der mittleren.

Sehr häufig hat in verschiedenen Antheren des gleichen Staubblattsatzes einer Blüte der Pollen verschiedene Färbung, z. B. gelb und hellgrün. Stout (1925, S. 82) beobachtete ähnliche Fälle. — Noch größer sind die Unterschiede zwischen verschiedenen Blüten derselben Pflanze. Soweit meine Beobachtungen reichen, steht die Färbung nicht

in Zusammenhang mit der Stellung der betreffenden Anthere im Staubblattkreis, noch mit der Stellung der betreffenden Blüte im Teilblütenstand.

Zusammenfassung IV. Die gefundenen Reaktionen sprechen dafür, daß wir es beim gelben Pollen von Lythrum Salicaria mit einem Flavonfarbstoff, beim grünen mit der Mischung dieses gelben Farbstoffes mit einem blauen, wahrscheinlich einem Anthocyanin zu tun haben. Diese Farbstoffe sind in der Exine der Pollenkörner lokalisiert.

Auch in anderen Pflanzenfamilien konnte bei einzelnen Arten in der Exine des Pollens Anthocyan nachgewiesen werden.

Im Freien und in meinen Kulturen wurden häufig Blüten mit gelbem Pollen bei langen Staubblättern und mit grünem Pollen bei mittleren Staubblättern gefunden. Gelber „langer" Pollen entsteht dann, wenn die Infloreszenzachsen, Blütenstiele und Achsenbecher vor der Anthese von Läusen benagt werden, oder wenn Thrips-Arten im Innern der Blütenknospen die Filamente beschädigen. Die Antheren sind dabei fast nie angegriffen; es handelt sich also um indirekten Entzug von (noch unbekannten) Stoffen, die normalerweise dem Pollen zuströmen und zur Bildung des blauen Farbstoffes nötig sind.

Künstlich gelingt es manchmal durch Einstiche in die jungen Blütenknospen die Zuleitungsbahnen der Antheren so zu schädigen, daß, wie im „Tierexperiment", hellgrüner oder gelber „langer" Pollen entsteht.

Umpflanzen und Teilen der Rhizome zu verschiedenen Jahreszeiten hat keinen Einfluß auf die Pollenfärbung.

Verdunkelung ganzer Pflanzen oder einzelner Infloreszenzen führt nicht zu einer Veränderung der Pollenfärbung, dagegen nach kurzer Zeit zur Verkümmerung der Blütenknospen.

Nitratmangel ist ohne Einfluß auf die Bildung des blauen Pollenfarbstoffes, beeinflußt dagegen in hohem Maße die Anthocyanbildung der vegetativen Organe.

Einstellen von Infloreszenzen in Zuckerlösungen hat ebenfalls keinen Einfluß auf die Pollenfärbung.

Entblätterung der ganzen Pflanze, zu Beginn der Blühperiode, führte bei 19 von 28 Pflanzen zur Bildung von grünem mittleren Pollen, aber meist nicht bei sämtlichen Blüten einer Pflanze.

Ringelungen bis auf den Holzkörper, tiefe Einkerbungen in Rinde und Holzkörper hatten meist keine oder nur ganz geringe Änderungen der Pollenfärbungen zur Folge.

Sehr häufig bildet sich grüner mittlerer Pollen spontan nach Perioden von schönem, trockenem Wetter. Bei Individuen, die im wasserdurchtränkten Milieu wuchsen, habe ich nur sehr selten grünen mittleren Pollen beobachtet.

Durch Trockensetzen von Pflanzen, die zu Beginn ihrer Blühperiode in Wasser standen, gelang es in einzelnen Fällen grünen mittleren Pollen zu erhalten. Meist verkümmerten hier die Blütenknospen aber rasch.

Innerhalb eines und desselben Staubblattsatzes können einige Antheren grünen, andere gelben Pollen ausbilden. Dies gilt sowohl für die langen, wie für die mittleren Staubblätter.

Es wurden Blüten gefunden, in welchen der Pollen der mittleren Staubblätter dunkler grün war als derjenige der langen.

V. Kapitel.

Der Polleninhalt.

Tischler (1917, S. 461) beobachtete als erster, daß bei Lythrum Salicaria der Pollen der mittleren und derjenige der kurzen Staubblätter meist keine Stärke als Reservematerial führt, sondern nur Öl. Der Pollen der langen Staubblätter enthält dagegen reichlich Stärke. Tischler unterscheidet daher zwischen Stärke- und Fettpollen, was nicht ganz stimmt, da der lg P immer neben Stärke auch noch Öl enthält. Und zwar ist der Ölgehalt des lg P auch relativ (zu seiner Größe) noch bedeutend reichlicher als derjenige des mi und des kz P, soweit sich das mikrochemisch beurteilen läßt. Inwiefern bei diesen Unterschieden Hemmungen der Diastasewirkung und der Wasserzufuhr in Betracht kommen könnten (s. Tischler 1918c, S. 172—174), kann ich nicht recht verstehen. — Jedenfalls ist aber, wie auch Tischler bemerkt, der lg P der besser ernährte und seine reichlichen Stärkevorräte gehen zum Teil erst bei der Keimung in Lösung. Beim mi und kz P ist schon meist vor der Anthese der geringe Reservevorrat in Öl (und Zucker) übergeführt worden (aus einer Stärkevorstufe). Es kommt aber auch beim mi P vor, daß größere Reservemengen vorhanden sind, so daß man im Moment der Antherendehiszenz neben Öl noch ziemlich viel Stärke antrifft. Die einzelnen Stärkekörner sind dann allerdings selten so groß wie beim lg P.

Ich habe zur Ermittlung des Zusammenhangs von Polleninhalt und -färbung insgesamt etwa 1200 Pollenproben meiner Kulturen auf ihren Stärkegehalt untersucht, und zwar immer am Tage der Antherendehiszenz mit verdünnter Jodtinktur.

Der Pollen der langen Staubblätter hat mit wenigen Ausnahmen viel bis sehr viel Stärke; das gilt zumeist auch für gelb gefärbten lg P.

Beim Pollen der mittleren Staubblätter ist der Stärkegehalt sehr verschieden groß, und zwar kann sowohl intensiv grüner sowie auch gelber mi P entweder gar keine oder sehr wechselnde Mengen von Stärkekörnern enthalten. Manchmal ist dies sogar auf demselben Individuum der Fall. — Im allgemeinen habe ich jedoch bei grünem mi P häufiger Stärke angetroffen als beim gelben.

Sehr häufig enthalten nicht alle Pollenkörner einer Anthere gleichviel Stärkekörner.

Beim Pollen der kurzen Staubblätter wurden nur ganz selten kleine Stärkekörner gefunden.

Anhang.

Versuche über die Pollenkeimung bei Lythrum Salicaria.

Diese Versuche hatten nur den Zweck, zu prüfen, ob gelber lg Pollen schlechter keimt als grüner; und ob grüner mi P besser oder schlechter keimt als gelber.

Keimungsversuche mit Lythrumpollen wurden bisher von Pfundt (1910, S. 39), Tischler (1917, S. 463 ff.) und Brink (1924, S. 283—285) unternommen. — Pfundt kultivierte die Schläuche auf Agarnährböden mit wechselndem Rohrzuckerzusatz. Er fand, daß der mi und der kz P bei 10—20% Rohrzuckergehalt des Substrates optimal keimt, der lg P bei 20—40% Rohrzuckerzusatz. Tischler erhielt bei 40% Rohrzuckerzusatz optimale Keimung (260 μ Schlauchlänge). Außerdem stellte er fest, daß die Höchstgrenze der Rohrzuckerkonzentration für gelben und grünen Pollen nicht verschieden ist. Daraus dürfen wir schließen, daß der osmotische Wert von lg, mi und kz P gleich groß ist. Bringt man nun lufttrockenen Pollen von Lythrum in eine Lösung von 4 GM NaCl-Gehalt[1]), so nimmt noch ein Teil des lg P, sowohl wie des mi und kz P Wasser auf und rundet sich zu Kugelform, und zwar momentan. (Meist quillt die Membran auch bei solchen Körnern zu Kugelform auf, bei welchen die Saugkraft des Inhalts kleiner ist als diejenige der Salzlösung, d. h. dort, wo der Zellinhalt kontrahiert bleibt.) Daß lufttrockener Lythrumpollen einen sehr geringen Wassergehalt besitzt, geht schon daraus hervor, daß er in Kanadabalsam sofort durchsichtig wird.

Brink ist derjenige, der bis jetzt die längsten Schläuche auf künstlichem Substrat erhalten hat, und zwar bei Zusatz von steriler

1) Vgl. Renner (1915, S. 266): 4 GM NaCl entspricht ca. 200 Atmosphären.

Hefe zum Rohrzuckeragar-Nährboden (15% Rohrzucker). Beim lg P betrug die mittlere Schlauchlänge 1500 μ, bei mi und kz P: 1100 μ. Brink erhielt dabei bis zu 90% Keimungen.

Wie bei Primula (Correns 1889, S. 267), so ist auch bei Lythrum ausgeschlossen, daß die Pollenreserven alleine zur Schlauchbildung im Griffel ausreichen, beträgt doch der Durchmesser von lg P im Mittel nur 45 μ, während die Stempel im Mittel 9,9 mm lang sind.

Meine eigenen Versuche wurden in den Monaten Juni bis August der Jahre 1923 und 1924 ausgeführt. Als Substrat diente 25%iger Rohrzuckeragar (1% Agar) in einer feuchten Kammer, die 25%ige Rohrzuckerlösung enthielt.

1. Aus 38 Blüten von 14 Pflanzen wurde gelber und hellgrüner **lg P** auf seine Keimfähigkeit geprüft und in 15 Fällen normalgrüner Pollen der gleichen Pflanze als Kontrolle angesetzt. Die Resultate fielen sämtlich positiv aus. Es zeigten sich keine merkbaren Unterschiede zwischen gelbem und grünem lg P. Die Schläuche wurden in 24 Stunden 3—3½ mm lang, wobei oft 60—85% aller Pollenkörner keimten.

Beispiele:	gekeimt	ungekeimt
	324	46
	352	162
	66	62

2. Aus 35 Blüten von 14 Pflanzen (lg und kz) wurde grüner **mi P** verschiedener Farbabstufungen auf seine Keimfähigkeit geprüft. In 10 Fällen setzte ich gleichzeitig gelben Pollen derselben Blüten oder anderer Blüten derselben Pflanze zum Keimen an. Die Resultate fielen auch hier sämtlich positiv aus. Ein Unterschied in der Keimfähigkeit von gelbem und grünem mi P wurde nicht gefunden. In sehr vielen Fällen war die Keimung sehr gut: z. B. gekeimt 120 Pollenkörner, ungekeimt 18. Die Schläuche erreichten in 24 Stunden häufig eine Länge von 2 mm.

Zusammenfassung V. Der Pollen der langen Staubblätter enthält neben Öl fast immer sehr große Stärkemengen. — Der Pollen der mittleren Staubblätter enthält manchmal nur Öl, häufig daneben aber noch wechselnde Mengen von (meist kleinen) Stärkekörnern. — Der Pollen der kurzen Staubblätter ist fast immer stärkefrei und enthält nur Öl als Reserve. (Der Zuckergehalt des Pollens wurde nicht bestimmt; da der osmotische Wert des Polleninhalts aber sehr hoch ist, muß ziemlich viel Zucker vorhanden sein.)

Ein direkter Zusammenhang zwischen Pollenfärbung und -inhalt hat sich nicht ergeben.

Im VI. Kapitel sind verschiedene Beispiele für die Kombinationen von Pollenfärbung, -größe und -inhalt zusammengestellt worden (s. dort).

Gelber Pollen aus langen Staubblättern keimt ebensogut wie grüner; grüner aus mittleren Staubblättern ebensogut wie gelber.

VI. Kapitel.

Die Pollengröße.

Angaben über die Größe des Pollens von Lythrum Salicaria finden wir bei Tischler (1917, S. 465—466) zusammengestellt. Auch bei Barlow (1923, S. 134) ist von der Pollengröße die Rede. — Lufttrockener Pollen ist ellipsoidisch, bedeutend länger als breit. Müllers und Kerners Messungen an trockenen Pollen ergaben folgende Pollenlängen:

kz P 20—25 μ (bei Lg etwas größer als bei Mi)
mi P 23—28 μ (bei Lg „ „ „ „ Kz)
lg P 30—38 μ (bei Kz „ „ „ „ Mi)

Für wassergetränkten Pollen sind die Größenwerte die gleichen, natürlich mit dem Unterschied, daß die Pollenkörner im Wasser Kugelform annehmen. (Näheres bei Tischler 1917, S. 465—466.) Barlow gibt nur an, daß seine Messungen mit denen von Müller übereinstimmen. Tischler selber findet etwas größere maximale Werte als Müller und Kerner, besonders für den lg P.

Meine eigenen Messungen wurden ausnahmslos an meinen Kulturen, in Beet und Bassin auf der Terrasse des Institutes, vorgenommen. Ich wollte vor allem untersuchen, ob mit Färbungs- und Inhaltsunterschieden innerhalb einer und derselben Pollenkategorie gleichzeitig auch Größenunterschiede auftreten.

Tabelle XII. Messungen der gleichen Pollenpräparate in den Jahren 1922 und 1926.

Pflanze		1922	1926	Verkürzung
5	I. lg P	51,3 μ	49,8 μ	3%
	II. lg P	50,2 μ	48,5 μ	4%
34	lg P	40,3 μ	39,0 μ	3%
58	lg P	38,2 μ	37,5 μ	2%
5	I. mi P	38,1 μ	36,5 μ	4%
	II. mi P	35,3 μ	33,8 μ	4,5%
34	mi P	36,6 μ	35,4 μ	3%
58	mi P	30,8 μ	29,9 μ	3%

Methode: Der Pollen wurde am Tage der Antherendehiszenz in lufttrockenem Zustande in Kanadabalsam eingebettet. Er enthält,

wie schon erwähnt, so wenig Wasser, daß er in Kanadabalsam sofort durchsichtig wird. Die Pollenkörner verändern dabei auch nicht ihre Form. Eine Anzahl Pollenpräparate wurde zur Kontrolle fast 4 Jahre nach ihrer Einbettung nochmals gemessen, und zwar je 100 Pollenkörner. Ich wählte zu diesen Bestimmungen möglichst extreme Fälle aus. Hier die Ergebnisse (s. Tabelle S. 331) (Mittelwerte aus 100 Messungen).

Die Kontrollmessungen nach 4 Jahren ergaben also in acht ziemlich extremen Fällen Verkürzungen des Pollens um 2—4,5%; dazu kommt dann noch der mittlere Fehler der Differenzen der obigen Mittelwerte, er beträgt überall ca. ½% der Mittelwerte.

$$\text{Z. B. } 51{,}3\ \mu - 49{,}8\ \mu = 1{,}5\ \mu \pm \sqrt{(0{,}25)^2 + (0{,}23)^2}$$
$$= 1{,}5\ \mu \pm 0{,}34\ \mu$$

Da alle Messungen ½—¾ Jahre nach der Einbettung des Pollens in Kanadabalsam vorgenommen wurden, so haben wir es bei den folgenden Tabellen mit durchaus vergleichbaren Zahlen zu tun. Die meisten meiner Angaben beziehen sich auf Pollen aus dem Sommer 1922. Der Pollen wurde gemessen durch Zeichnen mit dem Zeichenokular Leitz und dem Leitz-Objektiv 7 (Vergrößerung 380) und nachträgliches Ausmessen auf dem Papier. Ich habe nur die Länge der Pollenkörner gemessen, da ich im Längen-Breitenverhältnis des trockenen Pollens ziemliche Konstanz feststellen konnte. Messungen von wassergetränktem Pollen erschienen weniger geeignet, da nicht alle Pollenkörner derselben Anthere denselben osmotischen Wert besitzen, also nicht gleich viel Wasser aufnehmen würden.

Die Mittelwerte der Tabellen sind aus je 100 Messungen berechnet, die am Pollen einer Blüte oder manchmal einer Anthere vorgenommen wurden. An 18 Pflanzen habe ich im ganzen 112 Mittelwertsbestimmungen ausgeführt: 46 Pollenproben aus langen Staubblättern bei 7 Kurzgriffeln und 9 Mittelgriffeln; 48 Pollenproben aus mittleren Staubblättern bei 7 Kurzgriffeln, 6 Mittelgriffeln (abnorme mittlere Staubblätter) und 2 Langgriffeln; dann noch 18 Pollenproben aus kurzen Staubblättern bei 7 Mittelgriffeln und 1 Langgriffel. In 9 Fällen bestimmte ich die Größen von lg und kz P aus derselben Blüte; in 12 Fällen nur mi P, weil in den betreffenden Blüten die langen Staubblätter verkümmert waren. — Die meisten Bestimmungen bei mi P stammen deswegen von Kurzgriffeln und nicht von Langgriffeln, weil es mir vor allem um den Vergleich von Färbung, Inhalt und Größe des lg und mi P einer und derselben Blüte zu tun war. Aus demselben Grunde liegen für kz P weniger zahlreiche Messungen vor wie für die beiden anderen Kategorien, denn der kz P zeigt, wie schon erwähnt,

betreffend Färbung und Inhalt keine großen Variationen. — An 9 Blüten von 6 Mittelgriffeln mit abnormem mi P wurden Größenbestimmungen bei allen drei Pollenkategorien ausgeführt.

Die Varianten jeder Einzelbestimmung lassen sich, wie zu erwarten, zu einer eingipfligen Kurve zusammenstellen.

Tabelle XIII. Berechnung des Mittelwerts der Größe einer Pollenprobe.

Klassengrenzen (380 fache Vergrößerung)	Anzahl der Varianten (n = 100)	Mittelwert	Mittlerer Fehler des Mittelwerts
17—18 mm	3	19,51 mm	
18—19 „	28		
19—20 „	40	auf μ umgerechnet	
20—21 „	23		
21—22 „	6	51,5 μ	0,24 μ

Die Unterschiede in der Pollengröße können auf einem Individuum bei verschiedenen Blüten und zu verschiedenen Zeiten beträchtlicher sein als bei verschiedenen Pflanzen. Deswegen habe ich, trotzdem nicht bei allen in Betracht kommenden Pflanzen gleich viele Pollenproben gemessen wurden, dennoch den Mittelwert aus allen Varianten einer Pollenkategorie den folgenden Angaben in Klammern beigefügt. — Da für den Pollen der langen Staubblätter 22 Proben von Kurzgriffeln und 24 Proben von Mittelgriffeln stammen, wurden hier außerdem auch noch die Gesamtmittelwerte für Kurzgriffel und Langgriffel getrennt berechnet.

Pollen der langen Staubblätter:

	Varianten	Mittelwerte	mittlere Fehler
Minimaler Wert	30 μ	35,4 μ	0,18 μ
Maximaler Wert	58 μ	51,5 μ	0,27 μ

(Mittelwert aller Varianten: 45,5 μ, n = 4600)

Nach Kurz- und Mittelgriffeln geordnet:

	Kurzgriffel: n = 2200	Mittelgriffel: n = 2400
Mittelwerte:	36—51,4 μ	35,4—49,5 μ
(Mittel aller Varianten:	45,8 μ	45,3 μ)

Pollen der mittleren Staubblätter:

(mittlere Staubblätter bei Mittelgriffeln nicht mitgerechnet)

	Varianten	Mittelwerte	mittlere Fehler
Minimaler Wert	21 μ	28,8 μ	0,18 μ
Maximaler Wert	44 μ	38,9 μ	0,26 μ

(Mittelwert aller Varianten: 35,1 μ, n = 3900)

Bis auf 4 Bestimmungen beziehen sich alle Angaben auf Kurzgriffel.

Pollen der kurzen Staubblätter:

	Varianten	Mittelwerte	mittlere Fehler
Minimaler Wert	21 μ	27,4 μ	0,18 μ
Maximaler Wert	37 μ	33,2 μ	0,25 μ

(Mittelwert aller Varianten: 30,8 μ, n = 1800)

Zur Konstruktion der folgenden Kurven wurde für alle drei Pollenkategorien die Zahl **n** zu 1800 angenommen. Man sieht, daß es sich um drei deutlich eingipflige Kurven handelt, die weitgehend transgredieren. Ich möchte ihnen jedoch nicht allzugroßen Wert beilegen, da die Messungen noch nicht sehr zahlreich sind, und da nicht von jeder Pflanze gleichviele Pollenproben zur Untersuchung kamen (s. oben).

lg, mi und kz bedeutet Pollen der langen, mittleren und kurzen Staubblätter (siehe Fig. 1).

Bei einzelnen Individuen, die große Färbungsunterschiede des Pollens in verschiedenen Blüten oder in verschiedenen Antheren desselben Staubblattsatzes zeigten, wurden Messungen in größerer Zahl ausgeführt, um den Zusammenhang von Pollenfärbung, -größe und -inhalt zu ermitteln:

Tabelle XIV. Pollenfarbe, -größe und -inhalt in verschiedenen Antheren derselben Blüte.

Pflanze		Farbe	Inhalt	Größe (Mittelwerte)
	lg P			
Mi 34 Blüte 1		grün	viel Stärke	48,5 μ ± 0,24 μ
		gelb	„ „	46 μ ± 0,24 μ
„ 2		grün 356	„ „	44,5 μ ± 0,18 μ
		gelb 211	„ „	40,2 μ ± 0,22 μ
Kz 58		grün 286	„ „	42,2 μ ± 0,24 μ
		hellgrün 281	„ „	40,2 μ ± 0,24 μ
		gelb 231	„ „	38,2 μ ± 0,26 μ
	mi P			
Kz 35		hellgrün 281	0 bis ziemlich viel St.	36,8 μ ± 0,25 μ
		gelb 211	0 „ „ „ „	35,8 μ ± 0,26 μ
Kz 39		grün 306	0 bis viel St.	35,3 μ ± 0,26 μ
		gelb 206	0 bis wenig St.	34 μ ± 0,19 μ
Lg 260		grün 301		35,2 μ ± 0,24 μ
		gelb 211		33,6 μ ± 0,24 μ
Lg 41		grün 286	0 bis ziemlich viel St.	34,3 μ ± 0,26 μ
		gelb 236	0 „ „ „ „	35 μ ± 0,26 μ

Innerhalb eines und desselben Staubblattsatzes entspricht also häufig einem Färbungsunterschied auch ein Größenunterschied, indem der grüne Pollen meist etwas größer ist als der gelbe.

Tabelle XV. Pollenfarbe, -größe und -inhalt bei verschiedenen Blüten desselben Individuums.

Pflanze		Farbe	Inhalt	Größe
	lg P			
Kz 58 Blüte 1		gelb 231	viel Stärke	35,8 µ ± 0,22 µ
„ 2		grün 286	„ „	42,2 µ ± 0,24 µ
Mi 34 „ 1		gelb 231	„ „	46 µ ± 0,25 µ
„ 2		grün 356	„ „	44,5 µ ± 0,18 µ
Kz 39 „ 1		dunkelgr. 331	„ „	49 µ ± 0,24 µ
„ 2		grün 301	„ „	45,5 µ ± 0,22 µ
„ 3		hellgr. 306	„ „	44,7 µ ± 0,26 µ
Kz 5 „ 1		grün 301		51,4 µ ± 0,25 µ
„ 2		„ 301		49,3 µ ± 0,17 µ
Kz 276 „ 1		„ 306		45,7 µ ± 0,24 µ
„ 2		„ 306		43,6 µ ± 0,26 µ
	mi P			
Kz 58 Blüte 1		gelb 211		28,9 µ ± 0,26 µ
„ 2		grün 211		30,7 µ ± 0,22 µ
Lg 41 „ 1		„ 311	0 bis mittel St.	32,5 µ ± 0,27 µ
„ 2		gelb 211	0 bis ziemlich viel St.	32,2 µ ± 0,26 µ
Kz 35 „ 1		„ 211	0 bis viel St.	35,8 µ ± 0,26 µ
„ 2		grün 306	wenig bis viel St.	35,6 µ ± 0,24 µ
Kz 2 „ 1		„ 311	0 bis wenig St.	39 µ ± 0,26 µ
„ 2		gelb 241	0 Stärke	34,6 µ ± 0,20 µ
Kz 39 „ 1		grün 311	0 bis viel St.	35 µ ± 0,26 µ
„ 2		„ 306	ziemlich viel St.	35,7 µ ± 0,20 µ
„ 3		gelb 211	0 Stärke	32,3 µ ± 0,20 µ
„ 4		„ 211		35,4 µ ± 0,19 µ
Kz 5 „ 1		„ 211	viel Stärke	38,8 µ ± 0,19 µ
„ 2		„ 211	0 Stärke	35,3 µ ± 0,19 µ

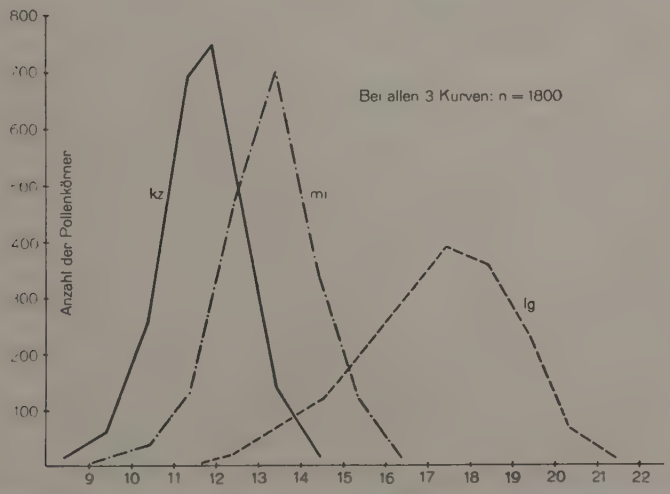


Fig. 1. Länge der Pollenkörner (Angaben in mm, bei 380facher Vergr.).

Es scheint also kein direkter Zusammenhang zu bestehen zwischen Färbung, Größe und Inhalt der Pollenproben derselben Kategorie in verschiedenen Blüten eines Individuums.

Wenn die langen Staubblätter verkümmert sind, ist im allgemeinen der Pollen der mittleren Staubblätter nicht größer oder kleiner als derjenige normaler Blüten (Messungen an 12 Blüten bei 4 Pflanzen).

Die abnormen mittleren Staubblätter bei Mittelgriffeln haben im Durchschnitt etwas größeren Pollen als normale mittlere Staubblätter.

Tabelle XVI. Blüten mit dreierlei Staubblättern.

Pflanze	lg P	mi P	kz P
110 Blüte 1	46,2 μ ± 0,20 μ	39,6 μ ± 0,21 μ gelb	30,5 μ ± 0,22 μ
„ 2	45 μ ± 0,25 μ	35 μ ± 0,25 μ gelb	30,4 μ ± 0,19 μ
„ 3	43 μ ± 0,24 μ	40 μ ± 0,21 μ grün	31,4 μ ± 0,19 μ
111 „ 1	46,7 μ ± 0,24 μ	37,1 μ ± 0,26 μ gelb	31,4 μ ± 0,18 μ
„ 2	47 μ ± 0,21 μ	38,3 μ ± 0,26 μ gelb	31,6 μ ± 0,21 μ
6	38,6 μ ± 0,26 μ	35 μ ± 0,24 μ gelb	28,4 μ ± 0,23 μ
40	42,6 μ ± 0,24 μ	36,8 μ ± 0,21 μ gelb	30,6 μ ± 0,21 μ
100	49,5 μ ± 0,27 μ	40,2 μ ± 0,36 μ grün	31,2 μ ± 0,24 μ
98	47 μ ± 0,27 μ	40,7 μ ± 0,22 μ gelb	30,2 μ ± 0,22 μ

Tabelle XVII. Größenverhältnisse der beiden Pollenkategorien derselben Blüte.

Pflanze	lg P	mi P
39	1. 45,7 μ ± 0,26 μ	35,7 μ ± 0,22 μ
	2. 45,5 μ ± 0,24 μ	32,3 μ ± 0,20 μ
	3. 49 μ ± 0,24 μ	34,4 μ ± 0,26 μ
5	1. 51,5 μ ± 0,26 μ	36 μ ± 0,27 μ
	2. 49,5 μ ± 0,19 μ	39 μ ± 0,19 μ
58	1. 35,8 μ ± 0,22 μ	28,8 μ ± 0,26 μ
	2. 38,2 μ ± 0,26 μ	30,7 μ ± 0,22 μ
31	50,6 μ ± 0,26 μ	36,4 μ ± 0,16 μ
276	44,8 μ ± 0,26 μ	33,8 μ ± 0,26 μ
	lg P	**kz P**
6	45,5 μ — 0,19 μ	31,4 μ — 0,16 μ
	43,5 μ — 0,22 μ	31,5 μ — 0,18 μ
1	47,2 μ — 0,24 μ	30,7 μ — 0,17 μ
	49,2 μ — 0,25 μ	31,6 μ — 0,17 μ

(Man vergleiche auch die Zahlenwerte der Tabelle XVI.)

Bei Pflanze **100** und **98** ist das mittlere Stamen ein Doppelstamen, d. h. es vertritt 1 lg Sta + 1 kz Sta. Bei Pflanze **100** ist die Variationskurve der Pollengrößen zweigipflig.

Der Gesamtmittelwert aus allen Varianten beträgt für abnormen mi P: 38,3 μ (normaler mi P: 35,1 μ).

Weiterhin wurde noch das Größenverhältnis zwischen den beiden Pollenkategorien einer Blüte bestimmt. Die Zahl der Messungen ist nicht sehr groß, es ergibt sich aber schon bei wenigen Bestimmungen, daß dieses Verhältnis sogar bei verschiedenen Blüten derselben Pflanze kein konstantes ist (Tabelle XVII).

Ich glaube in den drei letzten Kapiteln dargelegt zu haben, daß kein direkter Zusammenhang besteht zwischen Färbung, Inhalt und Größe des Pollens von Lythrum Salicaria.

Zusammenfassung VI. Es wurden gemessen: 46 Pollenproben aus langen Staubblättern, 39 Pollenproben aus mittleren Staubblättern (plus 9 Proben aus abnormen mittleren Staubblättern bei Mittelgriffeln) und 18 Pollenproben aus kurzen Staubblättern.

Die Mittelwerte (aus je 100 Messungen pro Pollenprobe) für die Längen von lufttrockenem Pollen bewegen sich für:

Pollen der langen Staubblätter: zwischen 35,4 μ bis 51,5 μ;
„ „ mittleren „ „ 28,8 μ „ 38,9 μ;
„ „ kurzen „ „ 27,4 μ „ 33,2 μ.

Die Gesamtheit der Varianten variiert für:

Pollen der langen Staubblätter von: 31 μ bis 58 μ;
„ „ mittleren „ „ 21 μ „ 44 μ;
„ „ kurzen „ „ 21 μ „ 37 μ.

Ein Unterschied in der Größe des Pollens der langen Staubblätter von Mittel- und Kurzgriffeln konnte nicht festgestellt werden. — Für mittlere und kurze Staubblätter stehen diesbezügliche Bestimmungen noch aus.

Ein gewisser Zusammenhang von Pollenfärbung und -größe ergibt sich für einzelne Blüten, bei welchen verschiedene Antheren desselben Staubblattsatzes verschieden gefärbten Pollen führen: hier ist dann grüner Pollen meist etwas größer als gelber.

Vergleicht man Pollenfärbung und Größe bei derselben Pollenkategorie in verschiedenen Blüten derselben Pflanze, so ist der Größenunterschied zwischen gleich gefärbtem Pollen verschiedener Blüten oft größer als zwischen verschieden gefärbtem.

Bei Blüten von Kurzgriffeln, deren lange Staubblätter verkümmert sind, ist der Pollen der mittleren Staubblätter nicht größer oder kleiner als bei normalen Blüten.

Bei Blüten von Mittelgriffeln, die ein abnormes mittleres Staubblatt besitzen, ist der Pollen dieser mittleren Staubblätter im Durch-

schnitt etwas größer als der normale mittlere Pollen der Lang- und Kurzgriffel.

Das Verhältnis der beiden Pollenkategorien einer Blüte scheint ziemlich variabel zu sein.

Allgemeine Zusammenfassung der Hauptresultate.

1. Unter 6169 Pflanzen im Freien wurden 36,4% Langgriffel, 33% Mittelgriffel und 30,6% Kurzgriffel gefunden. Diese Differenzen beruhen vielleicht auf verschiedener vegetativer Vermehrungsfähigkeit der drei Formen.

2. In meinen Kulturen beobachtete ich verschiedene Abweichungen vom normalen Blütenbau:

a) Auftreten von je 1 mittleren Staubblatt in 13 mittelgriffligen Blüten, bei 8 Pflanzen.

b) Verkümmerung einiger oder aller langen Staubblätter bis auf ein staminodiales Rudiment bei 14 (meist kurzgriffligen) Pflanzen an zusammen 50 Blüten. Die mittleren oder kurzen Staubblätter dieser Blüten zeigten dabei normale Ausbildung.

3. An im ganzen 700 Blüten von ca. 100 Pflanzen wurde festgestellt, daß die absoluten Längen der Staubblätter und Stempel, sowie auch die Verhältnisse dieser Längen sehr variabel sind. Im allgemeinen sind die Stempel aller drei Formen in bezug auf die Staubblätter etwas überlängt. Es gibt aber auch Individuen mit verkürzten Stempeln. — Die langgriffl ige Form hat die durchschnittlich längsten, die kurzgriffl ige die durchschnittlich kürzesten Sexualorgane.

4. Die Schwankungen der Größenproportionen der Sexualorgane sind bei einem und demselben Individuum nicht sehr beträchtlich, die absoluten Längen dagegen sind von trophischen Einflüssen abhängig.

5. Der zygomorphe Bau des Sexualapparates wird durch die Schwerkraft ausgelöst (Umkehrversuche).

6. Die Pollenfärbung ist bei den langen und mittleren Staubblättern sehr variabel, und zwar sowohl im Freien, sowie auch bei meinen Kulturen. — Es konnte mit Sicherheit festgestellt werden, daß bei der Pollenfärbung trophische Einflüsse eine Rolle spielen. Es gibt aber auch, am gleichen Standort, starke individuelle, also genetisch bedingte Differenzen in bezug auf die Pollenfärbung.

Alle drei Pollensorten können gelb gefärbt sein, der Pollen der langen und mittleren Staubblätter außerdem grün, mit allen Übergängen nach gelb. Die Pollenfarbstoffe befinden sich in der Exine. Chemisch ist die Gelbfärbung bedingt durch einen Flavonfarbstoff, die

Grünfärbung durch Mischung dieses gelben Farbstoffes mit einem blauen oder vielleicht dunkelgrünen, der alle Reaktionen gibt, die charakteristisch sind für Anthocyanine. — Innerhalb eines Staubblattsatzes können die verschiedenen Antheren Pollen von verschiedener Färbung führen.

7. Was den Reservestoffgehalt des Pollens anbelangt, so wurde in allen drei Pollensorten Öl gefunden. Der Pollen der langen Staubblätter enthält außerdem noch fast immer sehr viel Stärke; im mittleren Pollen ist der Stärkegehalt sehr wechselnd, sogar auf einer und derselben Pflanze. Im kleinen Pollen fand ich nur selten etwas Stärke. — Ein direkter Zusammenhang zwischen Färbung und Inhalt innerhalb einer Pollenkategorie konnte nicht festgestellt werden. Die Keimfähigkeit (auf künstlichem Substrat) steht ebenfalls in keinem Zusammenhang mit der Färbung, d. h. gelber Pollen aus langen Staubblättern keimt ebenso gut wie grüner, grüner aus mittleren ebensogut wie gelber.

8. Für die Pollengröße wurde eine weitgehende transgredierende Variabilität der drei Pollensorten gefunden.

Ein Unterschied in der Größe des größten Pollens von Lang- und Mittelgriffeln konnte nicht festgestellt werden. Für die beiden anderen Pollenkategorien stehen diesbezügliche Bestimmungen noch aus.

Ein gewisser Zusammenhang zwischen Größe und Färbung ergibt sich nur für verschieden gefärbten Pollen derselben Pollenkategorie innerhalb derselben Blüte. Hier ist dann der grüne Pollen etwas größer als der gelbe. — Wenn man aber verschiedene Blüten desselben Individuums miteinander vergleicht, so findet man keinen Zusammenhang zwischen Größe und Färbung; noch weniger natürlich bei verschiedenen Individuen.

Bei Verkümmerung der langen Staubblätter (von Kurzgriffeln) zeigen die mittleren Staubblätter Pollen von normaler Größe.

Bei Blüten von Mittelgriffeln mit einem abnormen mittleren Staubblatt ist der mittlere Pollen im Durchschnitt etwas größer als derjenige normaler mittlerer Staubblätter.

Das Verhältnis der Größen der beiden Pollenkategorien einer Blüte ist kein konstantes.

Die vorliegende Arbeit wurde im pflanzenphysiologischen Institut der Eidgenössischen Technischen Hochschule ausgeführt. Dem Leiter des Institutes, Herrn Prof. Jaccard möchte ich hiermit für sein freundliches Entgegenkommen meinen herzlichen Dank aussprechen.

Zürich, Mai 1927.

Literaturverzeichnis.

Barlow, N., 1923. Inheritance of the Three Forms in Trimorphic Species. (Journ. of Genetics **13**, p. 133—146.)

Bonnier, G., 1884. Sur les différentes formes des fleurs de la même espèce. (Bulletin soc. bot. France, 2 me série, T. **6**, p. 240—244.)

Brink, R. A., 1924. The Physiology of Pollen, I—IV. (American Journal of Botany **11**, p. 218—228, 283—294, 351—364, 417—436.)

Correns, C., 1889. Kulturversuche mit dem Pollen von Primula acaulis. (Berichte d. Deutsch. bot. Ges. **7**, S. 265—272.)

— 1921. Zahlen- und Gewichtsverhältnisse bei einigen heterostylen Pflanzen. (Biol. Zentralbl. **41**, S. 97—109.)

Czartkowski, A., 1914. Anthocyanbildung und Aschenbestandteile. (Ber. d. Deutsch. bot. Ges. **32**, S. 407—410.)

Darwin, Ch., 1877. Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art. (Übersetzt von Carus. Gesammelte Werke, Bd. **9**, Stuttgart.)

Ernst, A., 1924. Über Vererbung und Bedeutung der Heterostylie. (Verhandlg. d. Schweiz. Naturforsch. Ges. **105**. Jahresversammlung, Luzern, 2. Teil, S. 174—176.)

— 1925 a). Zur Blütenbiologie und Genetik von Primula longiflora All. (Veröffentl. d. Geobot. Institutes Rübel in Zürich; Festschr. C. Schröter. Heft **3**.)

— 1925 b). Genetische Studien über Heterostylie bei Primula. (Archiv der Julius Klaus-Stiftung für Vererbungsforschung und Rassenhygiene **1**, Heft 1, S. 13—62.)

Gain, E., 1905. Sur l'hétérostylie de la Pulmonaire officinale. (Revue générale de Botanique **17**, p. 272—276.)

Herzfelder, Helene, 1921. Beiträge zur Frage der Moosfärbungen. (Beihefte zum bot. Zentralbl. **38**, **I**, S. 355—400.)

Klein, G., 1920. Studien über das Anthochlor. (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, **129**, **I**, S. 341—395.)

— 1921. Über Blütenfarbstoffe. (Verhandlg. d. zool.-bot. Ges. Wien, **71**, S. 16—18.)

— 1922. Der histochemische Nachweis der Flavone. (Anz. d. Akad. Wiss. Wien, **59**, **I**, Nr. 2/3, S. 25—26.)

— und Werner, O., 1925. Ein Beitrag zur Physiologie und Verbreitung der Flavone. (Zeitschr. f. physiolog. Chemie **143**, S. 9—32.)

Klincksieck et Valette, 1908. Code des Couleurs. Paris.

Knuth, P., 1898. Handbuch der Blütenbiologie, Bd. **II**, **1**.

Köhne, E. Lythraceae monographice describuntur.
1881. (Englers bot. Jahrbücher **1**, S. 326.)
1884. (Ebenda, **5**, S. 95—132.)
1885. (Ebenda, **6**, S. 1—48.)

— 1903. Lythraceae, Monographie. (Engler: Das Pflanzenreich, IV. **216**.)

Laibach, F., 1922. Über Heterostylie bei Linum. (Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre **27**, S. 245—257.)

— 1923. Die Abweichungen vom „mechanischen" Zahlenverhältnis der Lang- und Kurzgriffel bei heterostylen Pflanzen. (Biol. Zentralbl. **43**, S. 148—157.)

— 1925. Zum Heterostylieproblem. (Biol. Zentralbl. **45**, S. 170—179.)

Möbius, M., 1923. Über die Färbung der Antheren und des Pollens. (Ber. d Deutsch. bot. Ges., **41**, S. 12—16.)
Nägeli, C. und Schwedener, S., 1877. Das Mikroskop. 2. Aufl., Leipzig.
Noack, K., 1918. Untersuchungen über den Anthocyanstoffwechsel auf Grund der chemischen Eigenschaften der Anthocyangruppe. (Zeitschr. f. Bot. **10**, S. 561—628.)
— 1922. Physiologische Untersuchungen an Flavonolen und Anthocyanen. (Zeitschr. f. Bot. **14**, S. 1—74.)
Overton, E., 1899. Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rotem Zellsaft bei Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. **33**, S. 171—231.)
Pfundt, M., 1910. Der Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer des Blütenstaubes. (Jahrb. f. wiss. Bot. **47**, S. 1—40.)
Portheim, L. von, 1915. Über den Einfluß von Temperatur und Licht auf die Färbung des Anthocyans. (Denkschriften Akad. Wiss. Wien, **91**, I, 39 S.)
Renner, O., 1915. Theoretisches und Experimentelles zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung. (Jahrb. f. wiss. Bot. **56**, S. 617—666.)
Stout, A. B., 1925. Studies of Lythrum Salicaria; II. A new form of flower in this species. (Bull. Torrey Bot. Club **52**, p. 81—85.)
Tischler, G., 1917. Pollenbiologische Studien. (Zeitschr. f. Bot. **9**, S. 417—488.)
— 1918 a) Das Heterostylieproblem. (Biol. Zentralbl. **38**, S. 461—377.)
— 1918 b) Analytische und experimentelle Studien zum Heterostylieproblem bei Primula. (Festschrift Hohenheim, S. 254—273.)
— 1918 c) Untersuchungen über den anatomischen Bau der Staub- und Fruchtblätter bei Lythrum Salicaria mit Beziehung auf das „Illegitimitätsproblem". (Flora **111/112**, S. 162—193.)
Ubisch, G., von, 1921. Zur Genetik der trimorphen Heterostylie, sowie einige Bemerkungen zur dimorphen Heterostylie. (Biol. Zentralbl. **41**, S. 88—96.)
— 1923. Versuche über Vererbung und Fertilität bei Heterostylie und Blütenfüllung. (Zeitschr. f. Bot. **15**, S. 193—239.)
— 1925. Zur genetisch-physiologischen Analyse der Heterostylie. (Bibliographia genetica, Deel **II**; p. 286—342, s'Gravenhage.)
— 1926. Koppelung von Farbe und Heterostylie bei Oxalis rosea. (Biol. Zentralbl. **46**, S. 633—645.)
Willstätter, R., 1914. Über Pflanzenfarbstoffe. (Ber. d. Deutsch. chem. Ges. **47**. Heft 15, S. 2831—2874.
— und Everest, A. E., 1913. Untersuchungen über die Anthocyane. (Liebigs Annalen der Chemie **401**, S. 189—232.)
— — Mallisson, H., 1914. Über die Verwandtschaft der Anthocyane und Flavone. (Sitzungsber. d. preuß. Akad. Wiss. Berlin **29**, S. 769—777.)
— — Zollinger, E. H., 1916. Über die Farbstoffe der Weintraube und der Heidelbeere, II. (Liebigs Annalen der Chemie **412**, S. 195—216.)

Kritische und experimentelle Untersuchungen an Bryophyllum.

Von **Carola Ossenbeck.**

Mit 4 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Das Regenerationsvermögen pflanzlicher wie tierischer Organismen ist eine weit verbreitete Erscheinung, die zum Gegenstand zahlreicher Untersuchungen geworden ist. Auf botanischem Gebiet bildet Bryophyllum ein vorzügliches Material zu derartigen Studien. Schon Goethe beobachtete das merkwürdige Verhalten dieser Pflanze, deren abgetrennte Blätter eine Fülle von jungen Pflänzchen aus ihren Kerben entwickeln. Er bezeichnete sie als „das lebendigste Bild der Morphologie". Fragen wir nach der Entstehung dieser Pflänzchen, so unterrichtet uns die Arbeit von Berge (1879), daß jene schon frühzeitig in den Blattkerben meristematisch angelegt werden. Somit sind die Adventivknospen von Bryophyllum keine direkten Neubildungen, sondern sie sind mit Jost (Pflanzenphysiologie II) zu den „Neuentfaltungen" zu rechnen. Die ersten experimentellen Untersuchungen zur Lösung der Frage: unter welchen Bedingungen entwickeln sich die Adventivknospen, stammen von Wacker (1885) und Goebel (1898, 1902 usw.). In neuerer Zeit hat das Problem amerikanische Forscher besonders beschäftigt; unter ihnen sei neben Mac Callum, Child u. Bellamy, E. Reed, vor allem J. Loeb genannt. Ein eingehendes Studium dieser Arbeiten läßt einen dauernd auf widersprechende Angaben stoßen. Es sollte daher Hauptaufgabe dieser Arbeit, eine eingehende Kritik der Loebschen Theorien, sein, und ferner sollte ein einheitliches Bild von dem Verhalten der Pflanze entworfen werden. Es wurde zunächst das Verhalten der Randknospen am abgetrennten Blatt untersucht, dann am festsitzenden Blatt. In einem weiteren Kapitel wird auf das Verhalten der Achselknospen und schließlich auf die Wurzelknospen von Br. proliferum eingegangen werden.

Indem ich nun mit der Beschreibung meiner Untersuchungen beginne, möchte ich zuvor noch meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat von Goebel, herzlichst danken für die überaus reichen Anregungen und freundlichen Ratschläge, die er mir stets in so liebenswürdiger Weise zuteil werden ließ.

I. Das Austreiben der Randknospen am isolierten Blatt.

Zur Untersuchung gelangten drei verschiedene Spezies der Gattung Bryophyllum: Br. crenatum, Br. calycinum, Br. proliferum; letzteres ist weniger plastisch als die beiden anderen Spezies und wurde bisher anscheinend noch nicht zu Regenerationsversuchen benutzt. Ein abgetrenntes Blatt von Br. crenatum oder calycinum zeigt bei günstigen Bedingungen — d. h. bei ziemlich hoher Luftfeuchtigkeit und einer Temperatur von ca. 24—28° C — etwa nach 4—5 Tagen den Entwicklungsbeginn der blattbürtigen Knospen (bei guter Beleuchtung, in den Wintermonaten daher mehr), was bei Br. proliferum immerhin 7—8 Tage dauert. Wie bei Br. cren. treten auch bei proliferum zuerst die Sprosse und dann die Wurzeln auf, im Gegensatz zu Br. calycinum, bei dem bisher stets das Umgekehrte beobachtet wurde. Bemerkenswert ist das ungeheure Regenerationsvermögen der Wurzeln von Br. prol., worauf ich später zurückkommen werde.

Loebs „mass-relation". In seinem Buch: "Regeneration from a physico-chemical viewpoint" will Loeb den Beweis bringen, "that equal masses of sister leaves of Br. calyc. produce, in equal time and under equal conditions of illumination, temperature, moisture and chemical environnement, equal quantities of shoots and roots." Er läßt ganze Blätter, Blattstücke oder ganze Blätter, denen alle Knospen bis auf eine genommen sind, regenerieren und bestimmt jeweils das Trockengewicht des regenerierenden Blattes bzw. Blattstückes und seines Regenerates. Er findet, daß je größer das Blattstück ist, desto größer auch der Adventivsproß wird, daß also 1 g Blatt (Trockengewicht) stets ungefähr das gleiche Gewicht Sprosse bzw. Wurzeln regeneriert. Dostàl (1926) konnte auf Grund seiner Versuche keine so allgemeine Gültigkeit der Loebschen Regel finden. Er untersuchte neben verschiedenem anderen Material auch das Verhalten von Br. cren. und stellte fest, daß man auch da nicht von einer direkten Proportionalität sprechen darf. Es zeigte sich ein Abfall der Regeneration an apikalen Blättern, den er durch „ihre ohnedies sichtbare, noch nicht völlige Reife" zu erklären sucht. Außerdem hatten halbierte Blätter 1,299 g Wurzeln und Triebe (pro Gramm Trockengewicht der regenerierenden Blattfläche), die intakten

Schwesterblätter dagegen 0,625 g Wurzeln und Triebe gebildet, also etwa die Hälfte. Ebenso zeigte sich die Differenz, wenn er Blätter in winzige, einkerbige Stücke zerlegte. Die intakten Blätter wiesen eine Produktion von 0,722 g, die zerschnittenen von 1,239 g Trieben samt Wurzeln auf. Das Abweichen der Ergebnisse Dostàls von denen von Loeb mag daran liegen, daß dieses „Massengesetz" nur eine sehr beschränkte Zeit gilt, und zwar so lange, als sich die Knospen auf Kosten ihres Mutterblattes ernähren, was ja auch wohl einleuchtend ist, da in einem größeren Blattstück mehr Nährmaterial zur Verfügung steht als in einem kleineren! Sobald sich die jungen Pflänzchen aber selbständig ernähren, und das erfolgt ziemlich früh, eilen die schwächer entwickelten den kräftigeren im Wachstum nach. Je kleiner nun die regenerierende Blattfläche ist, um so eher wird sich die junge Pflanze selbst ernähren müssen; dementsprechend wird sich ihr Wurzelsystem zeitiger und kräftiger entwickeln, was auch aus den Tabellen Dostàls ersichtlich ist. Daß aber nicht nur die im Blatt vorhandenen Nährstoffe, sondern auch das Licht, d. h. die assimilatorische Tätigkeit des Blattes wie des jungen Pflänzchens selbst einen Einfluß auf die Masse des Regenerates hat, zeigt folgender Versuch. Bringt man zwei Schwesterblätter auf feuchten Sand, das eine hell, das andere dunkel, so entwickeln zwar beide Blätter ihre blattbürtigen Knospen, die im Dunkeln entwickelten aber etiolieren und haben ein weitaus geringeres Trockengewicht als die im Licht entstandenen Sprosse.

In seiner Arbeit „Chemical basis of correlation" (1918) hatte Loeb schon gleiche Versuche angestellt. Seine diesbezüglichen Ergebnisse sind im wesentlichen die gleichen. Er sagt, entwickelt sich eine Knospe am Blatt, so zieht diese alle Nährstoffe zu sich hin und verhindert so das Austreiben der übrigen. Zum Beweis zerschnitt er ein Blatt in so viel Stücke als es Adventivknospen hatte, während er das Schwesterblatt ganz ließ. Sein Ergebnis (l. c. S. 153, Fig. 5 u. 6) war, daß sich jede Knospe an den Blattstücken entwickelte, während das ungeteilte Blatt nur einige (4) Knospen hervorbrachte, die um so kräftiger waren. Daß eine Korrelation zwischen den blattbürtigen Knospen untereinander besteht, ist ohne Zweifel und wurde auch schon vorher von Goebel festgestellt; jedoch scheint mir keine so starke Hemmung gegenseitig zu bestehen, wie sie Loeb beschreibt. Es wurden viele Blattpaare von allen drei Spezies zum Versuch benutzt. Jeweils wurde ein Blatt zerteilt, während das Schwesterblatt ganz blieb. Sowohl die Blattstücke als die ganzen Blätter wurden auf feuchtem Sand ausgelegt; bei letzteren wurde Sorge getragen, daß jede Knospe gut auf dem

Sand auflag, daß also nicht, wie es leicht der Fall ist, eine Knospe mit dem Sand in Berührung war, während eine danebenliegende infolge Unebenheiten des Blattes in der Luft schwebte. Auf diese Weise wurde sämtlichen Knospen der Blattstücke wie der ganzen Blätter die gleiche Wassermenge zugeführt. Nach wenigen Tagen begann in jeder Kerbe die Entwicklung der Knospen. Daraus sehen wir also, daß bei wirklich gleichen Bedingungen jede Knospe sich entwickeln kann, ganz gleich ob das Blatt ganz oder zerteilt ausgelegt wird. Der Versuch wurde des öfteren wiederholt. Tabelle 1 gibt einen Teil der Versuchsergebnisse wieder. Während die Versuchsgruppen jede mit einer größeren Anzahl Blätter zu ganz verschiedenen Zeiten und mit verschiedenartigem Material gemacht wurden, wurden innerhalb einer Versuchsgruppe zwecks Vergleich stets nur Schwesterblätter benutzt.

Tabelle 1.

Dauer des Versuches	Verhältnis d. Zahl d. entwick. Knospen am intakten Blatt	Zahl d. entwick. Knospen am zerteilten Schwesterblatt
29. XI. 1925—9. II. 1926	3	4
14. IV. 1926—10. V. 1926	46	45
27. V. 1926—4. VI. 1926	22	17
20. XI. 1926—16. I. 1927	15	13

Ein Blick auf Fig. 1 zeigt einen Teil des 4. Versuches. Ein weiterer Versuch mag die erwähnte Ansicht noch bestärken. Es wurden Blätter — wiederum der drei Spezies — auf eine Glasplatte gelegt, mit einer Glasglocke überdeckt und sich selbst überlassen. Jetzt stand also jeder Knospe nur die im Blatt vorhandene Wassermenge zur Verfügung. Wiederum begannen fast alle Knospen sich zu entwickeln (von 86 Kerben entsproßten 81 Knospen). Der Versuch dauerte vom 1. XII. 26 bis 15. I. 27. Damit sei nicht gesagt, daß die Anlagen der Knospen alle gleich sind, in den meisten Fällen sind die in der mittleren Zone des Blattes gelegenen weiter entwickelt als die der Spitze oder Basis. Loeb sagt selbst (l. c. S. 174) "by supplying a liberal water supply from without or from within we can determine at will which notches shall grow out first". Auch E. Reed weist wiederholt auf das Wasser als wichtigen Faktor hin. Trockengewichtsbestimmungen habe ich nicht gemacht, da diese ja schon von Dostàl nachgeprüft wurden und das "mass relation" nicht bestätigen konnten. Ebensowenig konnte ich auf Grund meiner experimentellen Untersuchungen eine Bestätigung der Loebschen Angaben finden.

Einfluß der Schwerkraft. In einem weiteren Kapitel erörtert Loeb (1924) den Einfluß der Schwerkraft auf die Entwicklung von Wurzeln und Sprossen in einem isolierten Blatt. Hängt man ein isoliertes Blatt vertikal in feuchte Luft, so entwickeln sich — nach Angabe von Loeb — nur die unteren Knospen, während die des oberen Randes keinerlei Entwicklung zeigen. Entfernt man aber den unteren Blattrand mit seinen Knospenanlagen, so können sich die oberen Knospen entfalten. Ebenso sollen sich die Knospen sowohl des oberen wie des unteren Randes entwickeln, wenn das Blatt vertikal in Wasser gehängt wird. Loeb gibt dazu folgende Erklärung: die Wirkung der Schwerkraft besteht in "a greater collection of sap" am unteren Rand des Blattes. Infolgedessen wird das Wachstum der Knospen des unteren Randes beschleunigt, was seinerseits wiederum einen Saftstrom vom ganzen Blatt zum unteren Rand bewirkt. Dadurch wird das Wachstum der oberen Knospen verhindert. Sind die unteren Knospen fortgeschnitten, so findet trotzdem eine Ansammlung des Saftes am unteren Rand statt, da aber kein Wachstum eintreten kann, wird der sekundäre Strom nicht entstehen, und jetzt hindert die oberen Knospen nichts am Austreiben. Bei Eintauchen in Wasser sollen die Verhältnisse ähnlich liegen. Auch hier sammelt sich der Saft am unteren Rand, aber da den oberen Knospen von außen her genügend Wasser zur Verfügung steht, können sie gleich den unteren austreiben, so daß das Zustandekommen des „sekundären Stromes" wieder verhindert wird. Loeb unterscheidet hier zwischen zwei Flüssigkeiten: "the liquid enclosed in vessels" — diese vergleicht er mit Blut und Lymphe der Tiere — und "the tissue sap", dem Saft, der sich in den Lücken zwischen den

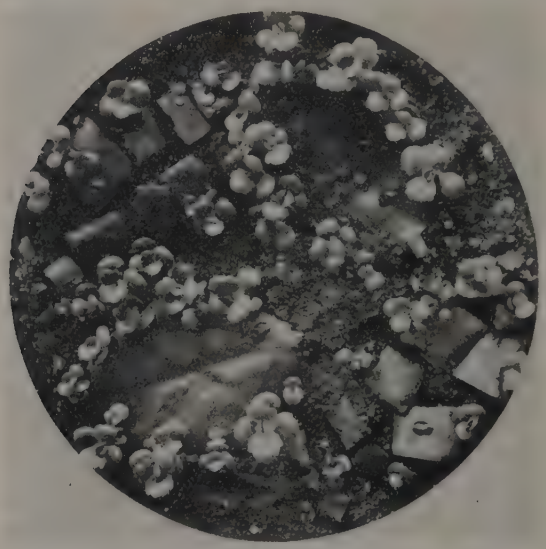


Fig. 1. Ganze und zerteilte Blätter von Bryoph. crenatum mit Adventivsprossen.

Geweben und Zellen (Interzellularen?) befindet. Während ersterer sich nur in seinen vorgeschriebenen Bahnen bewegen kann, glaubt er, daß letzterer freier beweglich ist, sich also unter dem Einfluß der Schwerkraft in den unteren Randpartien eines vertikal gehängten Blattes sammeln kann.

Es erhebt sich zunächst rein theoretisch die Frage, wie stellt Loeb sich diese „Ansammlung" vor? Leider geht das aus seinen Ausführungen nicht hervor, und es scheint mir äußerst schwierig, sich eine bestimmte Vorstellung davon zu machen, da dieses doch gegen jede physiologische Vorstellung ist. Die Schwerkraft müßte dann doch entgegen dem osmotischen Wert in den Zellen wirken, und das Plasma könnte auch nicht semipermeabel sein. Weshalb sollte ferner diese Ansammlung nur in der einen Richtung möglich sein, nicht aber in der Richtung von der Blattspitze zur Basis oder umgekehrt? Außerdem führten experimentelle Untersuchungen zu gänzlich anderen Ergebnissen. Es wurden 30 Blätter von Br. cren. mit ca. 12 Kerben pro Blatt vertikal, so daß der Stiel horizontal war, in feuchte Luft gehängt. (Vom 10. XI. 25—15. XII. 25.) Von den oberen Knospen hatten sich 65,6%, von den unteren 65,9% entwickelt. Kontrollversuche in Wasser führten meist zu keinem Resultat, da die Blätter leicht faulen. Bei 30 vertikal in Luft gehängten Blättern von Br. calyc. mit ca. 20 Knospen pro Blatt ergab sich folgendes: von den Knospen des oberen Randes entwickelten sich 56,9%, von denen des unteren 38,8%. In diesem Fall ergab sich sogar das umgekehrte Verhältnis, es trieben prozentual mehr obere als untere Knospen aus. Die Versuche mit Br. prolif. würden dagegen für Loeb's Anschauung sprechen: am oberen Rand kamen 31,7%, am unteren Rand 51,6% zur Entwicklung. Diese Bestimmung wurde nach ca. 20 Tagen gemacht, nach weiteren 20 Tagen hatten sich wirklich kräftig entwickelt 11,5% der oberen und 14,2% der unteren Sprosse. Versuche mit einer größeren Anzahl von Blättern ergaben ähnliche Prozentsätze. Von calyc. benutzte ich nur einfache Blätter zum Versuch, von prolif. gelegentlich auch die einzelnen Fieder eines Fiederblattes, wobei ich dann achtete, daß der etwas stärker ausgebildete Rand der Fieder einmal oben, einmal unten war. Kehrte man die vertikal gehängten Blätter nach einiger Zeit um, so daß der vorher untere Rand nun nach oben kam, so zeigte sich keinerlei Veränderung. Die einmal in Entwicklung begriffenen Knospen wuchsen weiter und neue kamen auch am unteren Rand nicht zur Ausbildung. Wir sehen hieraus, wie unregelmäßig die Zahl der entwickelten Knospen ist; besonders wenn man wenig Blätter zum Versuch nimmt, kann man sich leicht durch Zufälligkeiten täuschen lassen.

Einfluß der Zentrifugalkraft. Im Anschluß an diese Versuche lag es nahe, den Einfluß der Zentrifugalkraft auf das Austreiben der blattbürtigen Knospen zu beobachten. Blätter aller drei Spezies wurden mit einer Umdrehungszahl von ca. 400 Touren pro Minute zentrifugiert. Bei Br. cren. zeigte sich gar kein Einfluß der Zentrifugalkraft, gleichgültig ob die Blätter einige Stunden, 1—2 Tage oder 2—3 Wochen lang zentrifugiert wurden; auch intermittierendes Zentrifugieren hatte keinen Einfluß (z. B. alle 24 Stunden 1 Stunde usw.). Ebensowenig zeigten sich Unterschiede bei verschiedener Lage der Blätter: sie wurden teils mit der Spitze, teils mit der Basis oder mit einer Seite nach außen liegend zentrifugiert. Um möglichst gleiche Bedingungen zu schaffen, wurde stets eine bestimmte Anzahl der Blätter mit der Spitze nach außen und in der gleichen Schale jeweils die Schwesterblätter mit der Basis nach außen zentrifugiert. Die Versuchsgruppen wurden wiederum zu verschiedenen Jahreszeiten angestellt, von denen hier eine beliebige als Beispiel dienen mag. Versuch vom 3. III. 26 bis 17. III. 26.

Verhältnis der entwickelten Knospen des äußeren Randes a zu denen des inneren Randes i.

I. bei Bl., deren eine Seite außen lag	II. deren Spitze außen lag	III. deren Basis außen lag
a : i	a : i	a : i
4 : 4	4 : 1	6 : 3
3 : 3	3 : 7	3 : 5
3 : 3	2 : 1	4 : 3
Mittelwert 1 : 1	Mittelwert 1 : 1	Mittelwert 1 : 1,18

Weitere Einzelheiten der Versuche mit prolif. und calyc. anzugeben, dürfte wohl überflüssig sein, da die dort gewonnenen Zahlen nichts wesentlich Neues bieten, außer daß sich bei calyc. eine allgemein schädigende Wirkung der Zentrifugalkraft gegenüber nichtzentrifugierten Schwesterblättern verzeichnen läßt.

Betrachtet man diese Versuchsergebnisse mit Hinblick auf die der Schwerkraftversuche, so stehen sie in guter Übereinstimmung miteinander. Weder die Schwerkraft noch die Fliehkraft fördern die Entwicklung irgendwelcher Knospen gegenüber den anderen. Starke Zentrifugalkraft bewirkt bei calyc. höchstens eine allgemeine, wenn auch nicht sehr wesentliche Schädigung aller Knospenanlagen.

Einfluß der Feuchtigkeit. Der Einfluß der Feuchtigkeit wurde schon vorher erwähnt. Reichliche Wasserzufuhr begünstigt die Entwicklung der Knospen; sie treiben schneller aus und haben längere

Sproßachsen. Bei ungleicher Wasserzufuhr eilen die bevorzugten Pflänzchen den anderen in der Entwicklung voraus. Unbedingt notwendig ist die Zufuhr von Wasser dagegen nicht. Dies zeigt einmal der schon vorher erwähnte Versuch: Blätter wurden auf eine Glasplatte gelegt und mit einer Glasglocke überdeckt. Die Knospen trieben aus, die jungen Pflänzchen entwickelten sich weiter, ohne daß ihnen innerhalb von 3 Monaten Wasser zugeführt worden wäre. Sie zeigen ein xeromorphes Aussehen: ganz gedrungene Sproßachsen und stark fleischige Blätter. Auch auf Sand ausgelegte Blätter entwickelten ihre Knospen ohne Wasserzufuhr. Die Wurzelentwicklung trat in diesem Falle stark zurück. Es ist also zunächst überhaupt nicht notwendig, den jungen Pflänzchen Wasser von außen zuzuführen, da im Blatt reichlich Wasser vorhanden ist, das zu ihrer Entwicklung zur Verfügung steht.

Einfluß des Lichtes. Ist die Wasserzufuhr von außen nicht unbedingt notwendig, so ist sie doch von großem Einfluß; ebenso ist auch das Licht kein absolut notwendiger Faktor. Wie schon oben erwähnt, besteht ein Unterschied im Verhalten der Blätter während des Sommers bzw. Winters. Daß dafür zum Teil die verschiedene Lichtintensität verantwortlich ist, dürfte wohl kaum zweifelhaft sein. Gute Beleuchtung beschleunigt die Entwicklung der Adventivknospen. Daß aber auch das Licht nicht unbedingt notwendig ist, zeigen Dunkelversuche. Legt man Blätter im Hellen und Schwesterblätter im Dunkeln aus, so beginnt bei beiden die Entwicklung der blattbürtigen Knospen. Im Licht beginnt das Austreiben etwas eher, die Sprosse sind kräftig, während die im Dunkeln entstandenen das typische Etiolement zeigen: sie sind gebrechlich, vollständig chlorophyllfrei, haben stark gestreckte Sproßachsen und sehr kleine Blätter. Die Wurzeln sind ebenfalls viel schwächer entwickelt.

Bedeutung des Blattalters. Auch das Blattalter spielt eine gewisse Rolle. Schon das jüngste sich eben entfaltende Blattpaar, dessen Kerben noch nicht sichtbar sind, vermag seine Knospen zu entwickeln, nur ist die Zeitspanne zwischen Abtrennen des Blattes und Entwicklungsbeginn der Knospen eine viel größere als bei alten Blättern (ca. 3 Wochen!). Daß schon die ganz jungen Blätter Adventivknospen entwickeln können, liegt daran, daß sie sehr früh meristematisch angelegt werden (vgl. Berge 1879).

Bewurzelungsvermögen des Blattstieles. Von dem Alter des Blattes hängt auch das Bewurzelungsvermögen des Blattstieles ab. Alte Blätter bewurzeln sich leichter als ganz junge. De Vries

gibt an, daß abgetrennte Blätter nicht das Vermögen besitzen, sich zu wurzeln. Mathuse (1906) dagegen schreibt, daß die Bewurzelung eines Blattstieles auch ohne Entfernung der Randknospen eine gewöhnliche Erscheinung sei. Goebel hat für Br. cren. und calyc. gezeigt, daß sich abgeschnittene Blätter normal nicht bewurzeln, wohl aber wenn ihnen die Adventivknospen genommen wurden. Er gibt sogar einen Fall an (1908), bei dem sich ein Blatt von Br. cren. auch ohne Entknospung bewurzelte; es unterblieb dann das Austreiben der blattbürtigen Knospen. Schubert (1913) berichtet von einem Fall, bei dem unter 10 Blättern neun sowohl ihre Randknospen entwickelt, als auch an der Blattstielbasis Wurzeln gebildet haben. Er führt dies auf verschiedene Feuchtigkeitsverhältnisse zurück: die Knospen befanden sich in sehr trockener Luft, also in einer für ihre Entwicklung ungünstigen Umgebung, während die Blattstielbasis in feuchtem Sand, also zur Wurzelbildung günstigen Bedingungen ausgesetzt war. Wiederholte Versuche bestätigten die Ansicht Goebels. Entknospete Blätter von Br. calyc. bildeten nach etwa 3 Wochen Wurzeln an der Schnittfläche des Blattstieles. Bei ziemlich alten Blättern kam gelegentlich auch Bewurzelung vor, ohne daß die Randknospen entfernt wurden, namentlich dann, wenn sie nicht gut auf dem feuchten Substrat auflagen, was bei älteren Blättern leicht vorkommt, da sie stark gewellt sind. Ebenso verhält sich Br. cren. Nach Entknospung bewurzeln sich die Blätter verhältnismäßig leicht. Während bei Br. calyc. außer der Bewurzelung vereinzelt auch eine Adventivsproßbildung an der Basis des Blattstieles auftrat, konnte diese bei cren. nie beobachtet werden. Trat doch Ausbildung eines Sprosses an der Blattstielbasis auf, so war sie auf die Entwicklung der serialen Beiknospe zurückzuführen, die beim Abtrennen des Blattes vom Sproß leicht am Blattstiel zurückbleibt. Diese Eigentümlichkeit wird später noch zu erwähnen sein. Mit Br. prolif. scheiterten bisher alle Bewurzelungsversuche.

Einfluß eines Sproßstückes auf die Entwicklung der Randknospen. Aus allen bisher erwähnten Versuchen geht hervor, daß die blattbürtigen Knospen in ihrer Entwicklung gehemmt werden, solange das Blatt in Verbindung mit der Pflanze steht. Loeb (1915 und 1924) behauptete, daß es nicht notwendig sei, daß das Blatt mit der ganzen Pflanze in Zusammenhang stehe, sondern daß auch kleine Sproßstücke die Regeneration hindern können. Er setzte folgende Versuchsreihen an: 1. Blätter in Verbindung mit einem Sproßstück und beiden Achselknospen, 2. Blätter mit Sproßstücken, denen eine bzw.

beide Achselknospen genommen waren, 3. Blätter ohne Sproßstücke. Er beobachtete, daß sich die blattbürtigen Knospen der vollständig isolierten Blätter gut entwickelten; diejenigen der Blätter, denen ein Sproßstück ohne Achselsprossen gelassen war, entwickelten sich zwar auch, aber langsamer, und es entwickelten sich weniger Knospen. Die Blätter mit Sproßstück und gegenüberliegender bzw. beiden Achselknospen zeigten keinerlei Entwicklung ihrer Randknospen. Er faßt seine Resultate folgendermaßen zusammen: „It is, therefore, obvious first, that a stem whose buds are removed has still an inhibiting influence upon the formation of roots in the notches of a leaf; and second, that if the buds of the stem are not removed, the grooth of the bud opposide the leaf enhances this inhibiting effect of the stem upon the leaf considerably". Goebel (1916) konnte an Hand seiner Versuche Loebs Ansicht nicht bestätigen, er glaubt, daß Loebs Ergebnisse „entweder zufällig, oder in der Art seiner Versuchsanstellung begründet waren" (Knospen und Stamm befanden sich unter ungleichen Bedingungen, da die Blattspitze in Wasser tauchte). Reed (1923) kommt auf Grund seiner Versuche zu noch anderen Ergebnissen. Er stellte weder einen hemmenden Einfluß der Achselknospen noch eines Sproßstückes fest. Er findet auch keinen „morphologischen Grund", weshalb die gegenüberliegende Achselknospe hemmend auf die Randknospen wirken soll und nicht die an der Basis des Blattstieles befindliche. Die gleichen Versuche wurden auch von Renich (1923) wiederholt, und zwar mit Br. cren. Ihre Versuchsergebnisse waren ebenfalls abweichend von den Loebschen. Sie erhielt bei Anwesenheit eines Stammstückes und der Achselknospe stets Entwicklung sowohl der Achsel- wie der Randknospen. Vergleichende Versuche mit Br. calyc. hat sie leider nicht angestellt.

In einer späteren Arbeit (1924) gibt Loeb gleiche Ergebnisse gleicher Versuche an, ohne auf die Kritik der anderen Autoren einzugehen. Nur schreibt er da auch der an der Basis des Blattstieles befindlichen Achselknospe einen hemmenden Einfluß zu. Angenommen, die Angaben von Loeb hätten sich bestätigt, worin könnte dann die hemmende Wirkung bestehen? Im Falle, daß die Achselknospen vorhanden sind, könnte man an eine Nährstoffentziehung denken, da das einzige zur Verfügung stehende Material im Blatt gespeichert ist. Sind dagegen die Achselknospen entfernt, so fällt diese Möglichkeit fort: worin dann die Hemmung des Sproßstückes allein bestehen soll, ist schwer zu sagen. Zur Klärung der Frage wurden Versuche mit einer größeren Anzahl Blätter sowohl im Sommer als auch in den

Wintermonaten angesetzt. Da sich die drei Spezies gleich verhielten, erübrigt es sich, die Versuchsergebnisse einer jeden getrennt zu behandeln. Diese deckten sich teils mit den Angaben von Reed, teils mit denen von Loeb. Es konnte ein hemmender Einfluß eines Sproßstückes allein auf die Randknospen nicht festgestellt werden; Blätter mit und ohne Internodien verhielten sich vollkommen gleich: die blattbürtigen Knospen kamen zur Entwicklung. Ließ man dagegen die Achselknospen stehen, so entwickelten sich diese ziemlich schnell, während das Austreiben der Randknospen verzögert, aber nicht verhindert wurde. Es entwickelten sich also sowohl Achsel- als randständige Knospen. Häufig trat später noch Wurzelbildung an der basalen Schnittfläche des Sproßstückes ein. Jedenfalls hat die Achselknospe eine zeitweilig hemmende Wirkung auf die Randknospen, während sich kein Einfluß eines Stamminternodiums geltend machte. Somit hat sich also die Ansicht Goebels als zutreffend gezeigt. Nach Loeb (1915) soll ein Stammstück sogar noch hemmend auf die Randknospen wirken, wenn in das Blatt zwei Quereinschnitte bis über die Mittelrippe gemacht sind (s. l. c. S. 271, Fig. 38 u. 39). Renich (1923) zeigt für Br. cren. Gegenteiliges, und für calyc. konnte ich auch keine Bestätigung der Loebschen Behauptung finden. Außerdem zeigte Goebel (1902), daß schon Durchschneiden der Mittelrippe am festsitzenden Blatt genügt, um Entwicklung der Randknospen hervorzurufen. Auf diese Erscheinung soll später noch eingegangen werden. Es kommt also auch in diesem Fall den Loebschen Angaben keine allgemeine Gültigkeit zu, wie ich es sowohl für calyc. als auch cren. zeigen konnte.

Bisher sahen wir eine Entwicklung von Randknospen nur aus den Blattkerben erfolgen, wo sie schon meristematisch angelegt sind. Es fragt sich nun, ob man nicht auch andere Stellen der Blattlamina zur Bildung von Knospen bringen kann. Zu dem Zweck wurden Blätter, denen alle Randknospen genommen waren, auf feuchten Sand gelegt; in die Mittelrippe wurden einige Einschnitte gemacht. Die Blätter wurden mehrere Monate lang feucht gehalten, aber es bildeten sich keinerlei Sprosse. Nimmt man nun mit Goebel an, daß den Zellen wohl die Fähigkeit zukommt, embryonal zu werden, so realisiert sie sich in diesem Falle nicht, indem sie korrelativ im Zellverband unterdrückt wird. Nach Miehe (1926) wären diese Zellen zu den Arbeitszellen „Ergoplasten" zu rechnen, also zu jenen Teilen, die von vornherein als reproduktionsunfähig festgelegt sind. Eine Erklärung bietet diese Ansicht aber ebensowenig.

II. Das Austreiben der Randknospen am festsitzenden Blatt.

Bei all diesen Versuchen war die Ursache der Randknospenentwicklung das Abtrennen des Blattes von der Mutterpflanze. Dieses „Abtrennen" ist aber ein großer Komplex von Ursachen. In folgenden Versuchen galt es nun die Ursache näher zu definieren, indem die Entwicklung der randständigen Knospen auch ohne Abschneiden des Blattes bewirkt wurde.

Verdunkelung. Reed (1923) gibt an, daß Verdunkeln der ganzen Pflanze ein Austreiben der blattbürtigen Knospe zur Folge hat. Er ließ Pflanzen in "their natural conditions", nur das Licht war ihnen entzogen. Nach 2 Wochen hatten sich bei einer Reihe Blätter die randständigen Knospen entwickelt. Gleiche Angaben sind mir sonst in der Literatur nicht bekannt; auch bestätigten meine Versuche Reeds Angaben nicht. Es wurden mehrere Pflanzen der drei Spezies verdunkelt, teilweise bis zu 3 Monaten. Die Pflanzen warfen mit der Zeit stets ihre Blätter ab, die Sproßspitze wuchs weiter, zeigte deutliches Etiolement, aber nie zeigte sich die geringste Entwicklung einer Randknospe. Auch Verdunkeln eines einzelnen Blattes blieb erfolglos. Wie läßt sich das auffallend verschiedene Verhalten der amerikanischen von meinen Pflanzen erklären? Vermutlich war nicht das Verdunkeln, sondern eine Schädigung der Wurzeln die Ursache der Knospenentwicklung. Da verdunkelte Pflanzen viel weniger Wasser brauchen, ist es leicht möglich, daß dieselben „übergossen" waren. Die dadurch verursachte Schädigung der Wurzeln hatte dann ihrerseits wieder das Austreiben der Knospen zur Folge. Diese Tatsache läßt sich oftmals beobachten. Bei anscheinend gänzlich gesunden Pflanzen beginnen plötzlich zahlreiche Randknospen auszutreiben, untersucht man aber die Wurzeln, so läßt sich leicht feststellen, daß diese nicht intakt waren. Eine gesunde Pflanze entwickelt niemals spontan ihre Randknospen. Auch der von Braun (1918) erwähnte Fall mag auf diese Weise zu erklären sein; sicherlich waren die Wurzeln nicht intakt, wenn auch sonst das Aussehen der Pflanze ein normales war. Bei geringer Wurzelschädigung reagiert namentlich cren. sehr schnell mit Adventivsproßbildung. Zur Zeit der Blüte kann man allerdings regelmäßig das Austreiben der Randknospen beobachten, und zwar erst dann, wenn die Pflanzen ziemlich abgeblüht sind. Die Pflanzen selbst gehen nach und nach zugrunde, ihre Blätter mit den jungen Pflänzchen lösen sich früher oder später ab und sorgen so für die Erhaltung der Art. Dieses gilt für Br. cren. Br. calyc. hatte ich nie Gelegenheit in Blüte zu sehen. Br. prolif. blüht nach Angabe der

Gärtner erst im 3. Jahr, nachdem sich die Pflanze kräftig entwickelt hat. Allem Anschein nach wächst diese Art auch nach der Blütezeit weiter. Es ist anzunehmen, daß zu dieser Zeit die Tätigkeit der Leitungsbahnen nicht normal ist, da bei der Blüte die Aktivität der Sproßvegetationspunkte sehr gering ist, und so der Zusammenhang zwischen Wurzeln bzw. Hauptvegetationspunkten und Randknospen gestört ist.

Bedeutung der Wurzeln. Es besteht ohne Zweifel eine Korrelation zwischen Randknospen und Wurzeln. Es fragt sich nur, worin dieselbe besteht. Goebel spricht die Wurzelentwicklung als maßgebend an, während die übrigen Autoren den Wurzeldruck für bestimmend halten. Um zwischen diesen beiden Möglichkeiten zu entscheiden, wurden mehrere abgeschnittene Sprosse von Br. calyc., cren. und prolifer. in Glasgefäße, die mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleidet waren, aufgehängt. Bei 90% der Versuchspflanzen bildeten diese an der Basis der Sprosse neue Wurzeln. Das Austreiben der Randknospen aber unterblieb. Die übrigen Pflanzen hatten sich nicht bewurzelt, dafür hatten sich aber die blattbürtigen Knospen entwickelt. Wie schon Goebel (1908) betonte, können die Wurzeln in feuchtem Luftraum nicht soviel Wasser aufnehmen, daß ein „Wurzeldruck" erzielt würde, es ist dieses also ein Beweis für die Goebelsche Auffassung, daß die Wurzelentwicklung die Hemmung auf die Randknospen ausübt. Wenn die Wurzeln aber kein Wasser bzw. nur sehr wenig Wasser aufnehmen können, muß die Bewegung in den Pflanzen nachlassen, und dementsprechend wird auch weniger Wasser abgegeben werden. Um den Unterschied zahlenmäßig festzustellen, wurde folgender Versuch gemacht: Von zwei ziemlich gleichwertigen Pflanzen, d. h. von gleicher Größe, gleicher Anzahl und gleich großen Blättern und ziemlich gleich entwickeltem Wurzelsystem, wurde eine mit ihrer Wurzel in einen mit Wasserdampf gesättigten Glaszylinder gebracht, die andere mit ihrer Wurzel in Wasser. Die Zylinder wurden mit einem Kork verschlossen und mit Paraffin abgedichtet, so daß nur das Sproßsystem der Pflanzen Wasser abgeben konnte. Bei beiden wurde nun ca. alle 3 Stunden der Gewichtsverlust bestimmt. Der Versuch wurde 14 Tage lang durchgeführt. Tabelle 2 gibt die jeweilige Gewichtsabnahme an. Betrachtet man die Wasserabgabe in 3 Stunden, so zeigt sich zunächst, daß sie nicht an allen Tagen gleich ist, was wohl auf die verschiedene Temperatur bzw. relative Luftfeuchtigkeit an den einzelnen Tagen zurückzuführen ist. An sonnigen Tagen stieg die Temperatur im Gewächshaus höher als an trüben Tagen. Infolgedessen war die relative Luftfeuchtigkeit geringer, die Transpirationen dementsprechend gesteigert. Die Werte der Pflanze I zeigen

die Schwankungen deutlich; ferner läßt sich der Rhythmus in den täglichen Schwankungen erkennen.

Tabelle 2.

	Gew. d. Pflz. 1 (in Wasser)	Diff.	Gew.-Abn. in 3 Std.	Gew. d. Pflz. 2 (in feuchter Luft)	Diff.	Gew.-Abn. in 3 Std.
8. VII. 1926 18 Uhr	1675,76			715,93		
9. VII. 1926 6 „	,25	51	13	,56	37	9
9 „	,07	18	18	,40	16	16
12 „	1674,91	16	16	,30	10	10
15 „	,76	15	15	,21	9	9
18 „	,60	16	16	,10	11	11
21 „	,53	7	7	,03	7	7
10. VII. 1926 6 „	,25	28	9	714,81	22	7
9 „	,03	22	22	,77	4	4
12 „	1673,85	18	18	,72	5	5
15 „	,51	34	34	,62	10	10
8 „	,29	22	22	,53	9	9
11. VII. 1926 6 „	1672,76	53	13	,28	25	6
12 „	,51	25	12	,21	7	3
15 „	,37	14	14	,21	—	—
18 „	,29	8	8	,21	—	—
21 „	,24	5	5	,18	3	3
24 „	,18	6	6	,17	1	1
12. VII. 1926 6 „	,02	16	8	,06	11	5
9 „	1671,93	9	9	713,97	9	9
12 „	,85	8	8	,92	5	5
15 „	,76	9	9	,91	1	1
18 „	,67	9	9	,86	5	5
21 „	,59	8	8	,86	—	—
24 „	,53	6	6	,85	1	1
13. VII. 1926 6 „	,41	12	6	,81	4	2
9 „	,37	4	4	,78	3	3
12 „	,28	9	9	,75	3	3
15 „	,20	8	8	,71	4	4
18 „	,15	5	5	,68	3	3
21 „	,10	5	5	,68	—	—
24 „	,04	6	6	,67	1	1
14. VII. 1926 6 „	1670,90	14	7	,63	4	2
9 „	,82	8	8	,55	8	8
12 „	,75	7	7	,53	2	2
15 „	,62	13	13	,49	4	4
18 „	,52	10	10	,45	4	4
21 „	,50	2	2	,45	—	—
15. VII. 1926 6 „	,30	20	7	,41	4	1
9 „	,25	5	5	,38	3	3
12 „	,18	7	7	,35	3	3
15. VII. 1926 15 „	1670,09	9	9	713,31	4	4
18 „	1669,98	11	11	,31	—	—
21 „	,98	—	—	,31	—	—
24 „	,95	3	3	,31	—	—
16. VII. 1926 6 „	,85	10	5	,31	—	—
9 „	,81	4	4	,29	2	2
12 „	,72	9	9	,25	4	4
15 „	,61	11	11	,25	—	—

	Gew. d. Pflz. 1 (in Wasser)	Diff.	Gew.-Abn. in 3 Std.	Gew. d. Pflz. 2 (in feuchter Luft)	Diff.	Gew.-Abn. in 3 Std.
16. VII. 1926 18 „	,56	5	5	,25	—	—
21 „	,53	3	3	,25	—	—
17. VII. 1926 6 „	,45	8	3	,22	3	1
9 „	,34	11	11	,22	—	—
12 „	,25	9	9	,20	2	2
15 „	,17	8	8	,18	2	2
18 „	,09	8	8	,10	8	8
21 „	,08	1	1	,10	—	—
18. VII. 1926 6 „	1668,80	28	9	713,10	—	—
21 „	,44	36	7	712,99	11	2
19. VII. 1926 6 „	,30	14	5	,96	3	1
12 „	,16	14	7	,93	3	2
15 „	,01	15	15	,87	6	6
18 „	1667,95	6	6	,87	—	—
21 „	,88	7	7	,87	—	—
20. VII. 1926 6 „	,75	13	4	,81	6	2
9 „	,67	8	8	,81	—	—
12 „	,65	2	2	,81	—	—
15 „	,56	9	9	,81	—	—
18 „	,47	9	9	,81	—	—
21 „	,45	2	2	,81	—	—
21. VII. 1926 6 „	,27	18	6	,81	—	—
9 „	,13	14	14	,80	1	1
12 „	,08	5	5	,79	1	1
15 „	1666,92	16	16	,79	—	—
18 „	,81	11	11	,79	—	—
21 „	,78	3	3	,79	—	—
22. VII. 1926 6 „	,59	19	6	,76	3	1
9 „	,43	16	16	,76	—	—
12 „	,32	11	11	,74	2	2
15 „	,23	9	9	,72	2	2
18 „	,11	12	12	,72	—	—
21 „	,03	8	8	,72	—	—
23. VII. 1926 6 „	1665,86	17	6	,70	2	1
9 „	,70	16	16	,68	2	2
12 „	,59	11	11	,66	2	2
15 „	,43	16	16	,65	1	1
18 „	,22	21	21	,64	1	1
21 „	,16	6	6	,64	—	—

Ein Maximum wird durchschnittlich zwischen 12 und 15 Uhr, ein Minimum zwischen 18 und 21 Uhr erreicht. Was für unseren Fall aber von besonderem Interesse ist, ist das allmähliche Abnehmen der Wasserabgabe der Pflanze 2. Zu Beginn des Versuches wurden noch ziemlich beträchtliche Werte erreicht, die wenig hinter denen der Pflanze 1 zurückblieben. Am 4. Tage stellten sich bereits die ersten Nullwerte ein, nach 7 Tagen sind die Werte schon sehr gering, um schließlich nicht mehr den Wert 2 zu übersteigen. Es zeigt sich also, daß die Pflanze infolge mangelnder Wasseraufnahme die Transpiration so gut

wie ganz einstellte. Von einem Wurzeldruck wird man also nicht mehr reden können, dennoch trieben die blattbürtigen Knospen nicht aus, was ein Beweis für die Goebelsche Auffassung ist, nämlich, daß nicht im Wurzeldruck die Korrelation zwischen Wurzeln und Knospen besteht. Nach Beendigung des Versuches wurden beide Pflanzen eingetopft und unter normalen Bedingungen weiter kultiviert. Beide entwickelten sich kräftig und zeigten untereinander keinen Unterschied. Wakker hatte, um seine Ansicht zu beweisen, versucht, den Wurzeldruck zu ersetzen, indem er künstlich Wasser unter Hg-Druck in einen entwurzelten Sproß pressen wollte, was ihm aber nicht gelang. Er vermutete eine Verstopfung der Leitungsbahnen. Bei Wiederholung dieser Versuche mußte ich auch meist eine Verstopfung der Gefäße feststellen, jedoch gelang es manchmal, Wasser in den Sproß zu pressen, sofern die Schnittfläche täglich erneuert wurde. Zum Versuch wurde ein u-förmig gebogenes Glasrohr benutzt mit 7 mm Ø. Der zu Beginn des Versuches angewandte Überdruck betrug 130—170 mm. In den meisten Fällen trat nach einigen (4—6) Tagen trotz täglichen Erneuerns der Schnittflächen eine Leitbündelverstopfung ein, was ich daraus schloß, daß einmal die Hg-Säule nicht mehr fiel, also kein Wasser mehr in den Sproß gepreßt wurde, zweitens aus dem Schlaffwerden der Blätter, die ihr verdunstetes Wasser nicht mehr ersetzen konnten. Die Versuche, bei denen es auf mehrere Tage — d. h. länger als die zur Entwicklung der Knospen notwendige Zeitspanne — gelang, Wasser einzupressen, seien hier angeführt. (Tabellen s. S. 358.)

Diese drei Versuche waren die einzigen, bei denen es gelang, während 10 Tagen Wasser einzupressen. Die Randknospen entwickelten sich in diesem Fall nicht. In Wasser stehende Kontrollpflanzen, deren Schnittfläche ebenfalls täglich erneuert wurde, hatten in dieser Zeit ihre blattbürtigen Knospen entwickelt. Der Versuch scheint zunächst für die Wakkersche Auffassung zu sprechen. Mir will jedoch der Versuch nicht unbedingt beweisend erscheinen. Man könnte in diesem Falle an einen sekundären Einfluß denken. Durch die Unterhaltung der wasserleitenden Elemente kann auch das Phloëm normal arbeiten, während bei Störung des ersteren letzteres möglicherweise auch außer Tätigkeit gesetzt wird. Nach den Ergebnissen des ersten Kapitels ist diese Vermutung naheliegend. Wird der Pflanze die Möglichkeit genommen, die spezifischen Stoffe, von denen später noch die Rede sein wird, aus dem Blatt abzuleiten, so entwickeln sich die Randknospen. Dieses ist aber der Fall, sobald die Wurzeln entfernt werden. Bilden sich am Sproß sogleich neue Wurzeln, so kann der Abtransport zu den neuen Wurzelvegetations-

1. Versuche mit crenatum:

Datum	Fallen der Hg-Säule innerhalb 24 Stunden	Datum	Fallen der Hg-Säule innerhalb 24 Stunden
8. VII. 1926		20. IX. 1926	
9. VII. 1926	82 mm	21. IX. 1926	134 mm
10. VII. 1926	95 „	22. IX. 1926	46 „
11. VII. 1926	51 „	23. IX. 1926	60 „
12. VII. 1926	56 „	24. IX. 1926	42 „
13. VII. 1926	93 „	25. IX. 1926	38 „
14. VII. 1926	44 „	26. IX. 1926	23 „
15. VII. 1926	18 „	27. IX. 1926	38 „
		28. IX. 1926	37 „
		29. IX. 1926	16 „
		30. IX. 1926	17 „

2. Versuche mit calycinum:

Datum	Fallen der Hg-Säule innerhalb 24 Stunden	Datum	Fallen der Hg-Säule innerhalb 24 Stunden
20. IX. 1926		26. IX. 1926	58 mm
21. IX. 1926	116 mm	27. IX. 1926	32 „
22. IX. 1926	60 „	28. IX. 1926	38 „
23. IX. 1926	104 „	29. IX. 1926	31 „
24. IX. 1926	73 „	30. IX. 1926	21 „
25. IX. 1926	89 „		

punkten hingehen, und die Randknospen entwickeln sich nicht, auch ohne daß die jungen in Entwicklung begriffenen Wurzeln gleich einen „Wurzeldruck“ entwickeln. Außerdem könnte ein Druck auch ohne Wurzeln fortbestehen bei einem Sproß, der in Wasser taucht, indem Zellen des Sprosses osmotisch wirksam sind, was bei hoher Innenkonzentration doch leicht denkbar wäre. Mir scheint die Definition „Wurzeldruck“ in diesem Falle nicht günstig.

Es ist aber nicht immer notwendig, die Pflanze vollständig zu entwurzeln, um ein Austreiben der blattbürtigen Knospen zu erreichen. Inaktiviert man die Wurzeln durch starkes Abkühlen, so wird dasselbe erreicht wie bei Entwurzelung. Eine ganze Pflanze von Br. cren. wurde mit ihrem Topf in einen mit Eis gefüllten Kasten gestellt; oberhalb des Topfes wurde rund um den Sproß gut abgedeckt, und der Kasten isoliert, so daß nur die Wurzeln auf niederer Temperatur gehalten wurden, während sich die Sprosse im Treibhaus bei gewöhnlicher Temperatur von ca. 24° C befanden. Ein in die Erde gestecktes Thermometer zeigte eine ziemlich konstante Temperatur von 0° C. Am 7. Tage zeigte sich der Beginn der Knospenentwicklung an zwei Blättern, die nach und nach heranwuchsen. Nach 18 Tagen zeigten sich am

Sproß oberhalb der Kühlung junge Wurzeln, dann wurde die Pflanze aus dem Eiskasten genommen und unter normalen Bedingungen weitergezogen (Fig. 2 nach 1 Monat.) Die Pflanze wuchs bald ganz normal weiter, die Wurzeln waren auch intakt und konnten nun wieder funktionieren. Dieser Versuch wurde noch oft wiederholt mit stets gleichem Resultat: nach ca. 7—10 Tagen Beginn der Knospenentwicklung. Mit calyc. gelang der Versuch nicht so gut, die Blätter wurden meist welk und entwickelten dann erst ihre Knospen nach ca. 14 Tagen. Bei Br. prolif. fiel der Versuch gänzlich negativ aus. Durch das Abkühlen der Wurzeln waren diese „physiologisch" isoliert vom übrigen Sproßsystem, und die Randknospen wurden nicht mehr in ihrer Entwicklung gehindert. Ob allerdings in diesem Fall Wurzeldruck oder Wurzelentwicklung eine Rolle spielt, läßt sich nicht entscheiden, da durch die niedere Temperatur beides außer Tätigkeit gesetzt war. Der Versuch zeigt lediglich, daß auch eine momentane Ausschaltung des Wurzelsystems genügt, um Randknospenbildung hervorzurufen.

Fig. 2. Pflanze, deren Wurzeln in Eis gekühlt wurden (nach 1 Monat).

Bedeutung der Sproßvegetationspunkte. Gleiches gilt auch für den Hauptvegetationspunkt des Sprosses. Nach Wakker ist es gleichgültig, ob Blätter mit der Endknospe des Sprosses verbunden sind oder nicht, sie soll keinen Einfluß auf das Austreiben der Randknospen haben. Goebel hingegen brachte den Beweis, daß auch eine Korrelation mit dem Sproßgipfel besteht. Werden sämtliche Sproß-

vegetationspunkte (also auch die Achselknospen) entfernt, so trieben die blattbürtigen Knospen aus. Auch hier braucht man die Vegetationspunkte nicht vollständig entfernen, sondern Eingipsen (Goebel 1903) — also Hemmung derselben — genügt, um Randknospenentwicklung zu erzielen. Nur bei Br. prolif. gelang es niemals, die Vegetationspunkte für längere Zeit durch Eingipsen zu inaktivieren; der Gips wurde jedesmal wieder gesprengt, wie dick auch immer man ihn auftrug. Alle diese Eingriffe bedeuten prinzipiell das gleiche, nämlich eine Störung der Leitungsbahnen, wenn auch nur sekundär.

Mechanische Unterbrechung. So kann man auch das Austreiben der Randknospen bewirken durch Einschneiden der Mittelrippe eines Blattes (Goebel 1902). Dabei ist es nicht gleichgültig, wie der Schnitt geführt ist. Fig. 3 zeigt drei verschiedene Schnittlinien. Ein Aus-

Fig. 3. Schema zur Erläuterung der Schnittführung durch die Blattnerven.

treiben der Randknospen erfolgt aber nur im ersten Fall, wenn nämlich die Mittelrippe selbst durchschnitten ist. Ein Durchschneiden der Seitennerven, selbst wenn man diese in einer Blatthälfte alle durchschneidet (3. Fall), bleibt ohne Erfolg. Die Verästelungen müssen offenbar so fein sein, daß immer noch eine Verbindung der Knospen mit dem Mittelnerv und damit mit den Sproß- bzw. Wurzelvegetationspunkten besteht. Die Schnitte wurden stets nur so tief geführt, daß die Nerven eingeschnitten, nicht aber völlig durchschnitten waren und das Blattstück durch Epidermis und Parenchym mit dem übrigen Blatt in Verbindung blieb. Bei Crassula multicava erhielt Figdor (1918) ebenfalls eine Randknospenentwicklung, wenn er den Mittelnerv des Blattes durchschnitt. Abquetschen eines Blattstieles mit einer Klemme bewirkt auch Randknospenentwicklung, d. h. wenn die Klemme ziemlich festgeklemmt ist. Meist aber fällt dann das Blatt von der Pflanze ab; Drehen des Blattstieles selbst um 360° hat keinen Einfluß. Child

und Bellamy (1920) preßten mittels Klemmen den Blattstiel auf halbe Dicke zusammen, aber ihre Versuche scheinen nicht überzeugend, da sie die Blätter außerdem mit der Spitze in Wasser tauchten. Wie aber Goebel zeigte, genügt alleiniges Eintauchen der Blattspitze in Wasser schon, um die Entwicklung der dortigen Randknospen anzuregen. Child und Bellamy arbeiteten also mit zwei Faktoren gleichzeitig. Der Vergleich mit anderen untergetauchten Blättern, deren Stiel nicht abgequetscht wurde, scheint mir nicht allzu glücklich, da Zahl und Größe der Sprosse an verschiedenen Blättern auch unter gleichen Bedingungen häufig stark differieren.

Blattstielkühlung. Das gleiche gilt für die Versuche, bei denen Child und Bellamy den Blattstiel kühlten. Es ist auch ein Eintauchen des Blattes außer dem Abkühlen gar nicht notwendig, wie ich bei meinen Versuchen zeigen konnte. Ein Blattstiel wurde auf eine kleine Metallröhre gebunden, durch die mittels einer Lutherpumpe gekühltes Wasser (von ca. 4° C) gepumpt wurde. Das Rohr mit dem Blattstiel wurde gut isoliert, so daß die Temperatur möglichst konstant blieb. Die Spreite des Blattes befand sich frei im Treibhaus, also unter normalen Bedingungen. Die Kühlung wurde 6—8 Tage durchgeführt. Bei Br. calyc. zeigten sich gewöhnlich nach 5—7 Tagen die ersten Wurzeln, bei cren. etwas später. Pumpte man statt Wasser von 4° C eine unterkühlte Salzlösung von —2° C durch das Rohr, so fror der Blattstiel sehr schnell ab. Bei allen Versuchen — außer einem Fall — entwickelten sich nur die Knospen des Blattes, dessen Stiel gekühlt war. Die Versuche zeigen also, daß auch „physiologische Isolation" die Entwicklung der Randknospen hervorzurufen vermag. Die Angabe von Child und Bellamy, daß bei calyc. für die Sproßbildung längere Kühlung notwendig ist als für die Wurzelbildung, fand auch bei meinen Versuchen Bestätigung.

Eintauchen in Wasser oder „Popoffsche" Lösung. Daß ein bloßes Eintauchen der Blattspreite in Wasser Knospenentwicklung bewirkt, ist schon längst bekannt (Goebel, Reed usw.). Bringt man ein Blatt in einen mit Wasserdampf gesättigten Raum, so erzielt man gleiche Resultate wie beim Eintauchen in Wasser. Da aber die Temperatur im Gewächshaus sich stark veränderte, ist es nicht sicher, ob sich nicht Wasser kondensierte und dadurch vielleicht die Entwicklung der Knospen angeregt wurde. Beim Eintauchen in „Popoffsche" Lösungen zeigen die Blätter das gleiche Verhalten wie im Wasser. Nach Popoff sollen diese Lösungen stimulierend wirken, und eine Vorbehandlung von Samen soll eine reichlichere Ernte erzielen. Bei

den Randknospen von Br. ist von einer stimulierenden Wirkung keine Rede. Die Versuche wurden mit zwei verschiedenen Lösungen gemacht:

1. Lösung: 2% $MgSO_4$ + 1% $MnSO_4$.
2. Lösung: 4‰ $MgSO_4$ + 4‰ $MgCl_2$ + 4‰ $MnSO_4$ + 6‰ KCl.

Es wurden eine Anzahl Blätter in Lösung 1 getaucht, 1 Stunde lang, und dann in Wasser, die Schwesterblätter wurden gleich in Wasser getaucht. Nach 7 Tagen zeigten sich an beiderlei Blättern durchschnittlich die gleiche Anzahl Knospen; die der vorbehandelten Blätter waren denen der Schwesterblätter weder an Zahl noch an Größe überlegen, noch waren sie in ihrer Entwicklung den anderen zeitlich vorausgeeilt. Eine Behandlung mit Lösung 2 ergab ebenfalls ein negatives Resultat. Die Versuche wurden des öfteren wiederholt und insofern variiert, als das Eintauchen in die Lösung dreimal 1 Stunde nach je 18 Stunden erfolgte, ebenfalls ohne Erfolg. Ferner wurden Blätter dauernd in stark verdünnte Lösungen getaucht, die Schwesterblätter stets in Wasser, z. B. in:

K4 [Fe (Cn)$_6$]	0,01‰
NaFl	0,01‰
KJ	0,01‰
$FeSO_4$	0,01‰ + $MnSO_4$ 0,02‰
(Pop. Lösg. 1) $MgSO_4$	0,02‰ + $MnSO_4$ 0,01‰
(„ „ 2) $MgSO_4$	0,04‰ + $MgCl_2$ 0,04‰ + Mn SO_4 0,04‰ + KCl 0,06‰.

Nie zeigten die in Lösung getauchten Blätter irgendwelche Förderung gegenüber den in Wasser getauchten. Benutzte man konzentriertere Lösungen, z. B. K_4 [Fe(Cn)$_6$] 0,1 ‰ usw., so zeigte sich deutliche Giftwirkung. Ein stundenweise in „Popoffsche“ Lösung getauchtes Blatt entwickelte seine Randknospen nicht, wenn die Pflanzen nachher nur in einen feuchten Luftraum gestellt wurden, ohne daß das Blatt in Wasser tauchte. Da auch hier das Verhalten der drei Spezies das gleiche war, erübrigt es sich, Einzelfälle anzuführen. Diese Versuche lassen vermuten, daß bei gesteigerter Wasserzufuhr allein die blattbürtigen Knospen sich entwickeln; ob diese direkt oder indirekt wirkt, darauf sei vorläufig nicht eingegangen. In folgenden Versuchen galt es, den Knospen auf andere Weise Wasser zuzuführen, und zwar durch Injektion.

Durch Injektion von Gewebesäften erzielte Reiche (1924) Zellteilungen. Ebenso wäre es möglich, durch Injektion von Wasser oder irgendwelchen Stoffen das Wachstum der Knospenvegetationspunkte anzuregen. Mittels einer kleinen Injektionsspritze wurde Wasser in den Blattstiel von Br. eingespritzt, und zwar ca. 1 ccm, daraufhin wurde

die Pflanze in feuchte Luft gestellt. In den Blattstiel einer anderen Pflanze wurde statt Wasser Zuckerlösung eingespritzt, und zur Kontrolle wurde ein Blattstiel nur angestochen, ohne zu injizieren, um zu sehen, ob nicht etwa der Stich (also Verwundung) schon eine Entwicklung auslöst. Sämtliche Pflanzen wurden dann in feuchte Luft gebracht. Bei keiner der Pflanzen war eine Entwicklung der Randknospen zu beobachten. Über den Weg, den das injizierte Wasser im Blatt nimmt, dürfte schwerlich etwas zu sagen sein, da man doch nie weiß, wo man eigentlich hinsticht. Dasselbe gilt, wenn man die Injektion statt in den Blattstiel in das Gewebe der Randknospen macht; genau läßt es sich nicht entscheiden, ob man das Gewebe des Vegetationspunktes selbst, oder daneben liegendes Blattparenchym angestochen hat. Smith (1921) impfte junge Blätter nahe den Kerben mit Bacterium tumefaciens, worauf sich die Randknospen entwickelten, und zwar nur nahe den geimpften Stellen. Die Frage, ob die Sprosse aus dem meristematischen Gewebe der Blattkerben hervorgingen oder aus Zellen des Tumorgewebes, scheint noch nicht vollständig geklärt zu sein. Wenn ersteres der Fall ist, so wäre die Impfung wohl als Reiz aufzufassen.

Stimulation durch Narkotika. Im Anschluß an die Versuche mit „Popoffschen" Lösungen wären noch Stimulationsversuche mit Narkotika zu erwähnen. Goebel (1902) erreichte durch Ätherisieren der Pflanzen Entwicklung der Randknospen. „Es fragt sich" — so sagt er — „ob der Äther auf die ganze Pflanze hemmend einwirkte und dadurch die Knospenentwicklung hervorrief, oder lokal auf die einzelnen Sproßvegetationspunkte, die er zur Weiterentwicklung anregte." Folgende Versuche mögen den Beweis für die erste Auffassung bringen. Brachte man eine ganze Pflanze in Äther (10 ccm Äther auf 14 l Luft) während 12—48 Stunden, so entwickelten 80% der Pflanzen an einigen Blättern ihre Randknospen. Brachte man dagegen nur ein Blatt einer Pflanze in die gleiche Menge Äther und während gleicher Zeit, so war nie ein Austreiben der Knospen zu beobachten. In den meisten Fällen fiel das Blatt ab. Reichliches Wiederholen dieser Versuche mit allen drei Spezies zeigte stets das gleiche Resultat, nur daß bei Br. prolif. auch Ätherisieren der ganzen Pflanze keine Randknospenentwicklung zur Folge hatte. Als zweites Narkotikum wurde Chloroform benutzt; dieses zeigte schon in ganz geringen Dosen letale Wirkung. Erst einer Konzentration von 0,05 ccm pro Liter Luft hielt die Pflanze stand; aber die Randknospen trieben nicht aus. Ein Blatt in 0,1 ccm pro Liter Luft war schon nach 12 Stunden abgestorben. Wenn auch die Versuche mit Chloroform gänzlich negativ ausfielen, so ist doch aus den Äther-

versuchen mit großer Wahrscheinlichkeit auf eine schädigende bzw. hemmende Wirkung des Äthers auf den Hauptvegetationspunkt zu schließen; auch im Hinblick auf die Erfahrungen bei anderen Versuchen, bei denen Hemmung des Vegetationspunktes ein Austreiben der Randknospen bewirkte. (Auf absolute Exaktheit und Sicherheit können ja solche Rückschlüsse nie Anspruch machen.) Man könnte hier also auch — in Übereinstimmung mit Ancel (1925) — von einer „Pseudostimulation" sprechen.

Warmbadverfahren. Ein weiterer Versuch, die Entwicklung der Randknospen am festsitzenden Blatt anzuregen, war das Warmbadverfahren. Molisch (1915) erreichte durch Baden von Zweigen in warmem Wasser eine deutliche Förderung der Knospen gegenüber nichtgebadeten bei Forsythia, Corylus, Syringa usw. Der Gedanke, daß auch bei Br. das Warmbad die Knospen aus ihrer „Ruhe" wecken könnte, war naheliegend. Die Versuche wurden genau nach den Angaben von Molisch gemacht, aber sie blieben erfolglos. Variieren der Temperatur, der Dauer des Bades, alles hatte keinen Einfluß. Offenbar ist die Ruhe der Randknospen von Br. eine andere als die Winterruhe unserer Bäume und Sträucher. Handelt es sich bei letzteren mehr um „eine Revolution des Stoffwechsels, die zum Treiben führt", so ist die Ruhe der Br.-Knospen durch andere Faktoren bedingt.

CO_2-Anreicherung. Die Angabe einiger Autoren, daß ältere Blätter leichter ihre Knospen entwickeln als junge, daß sogar ältere Blätter häufig „spontan" ihre Knospen zur Entfaltung bringen, führte zu der Annahme, daß vielleicht eine Anhäufung von CO_2-Assimilaten das Austreiben bewirkt. Es wurden daher Pflanzen bei guter Beleuchtung unter eine Glasglocke gestellt, in die CO_2 eingeleitet wurde, natürlich nur so viel, daß nicht die ganze Luft verdrängt, sondern nur an CO_2 bereichert wurde. Die Pflanzen entwickelten sich normal weiter, ohne irgendwelche Veränderung in den Blattkerben zu zeigen.

Theoretische Überlegungen. Welche Gesetzmäßigkeiten lassen sich nun bei einem Vergleich der bisherigen Versuchsergebnisse herausstellen? Zunächst zeigte sich, daß eine Entwicklung der blattbürtigen Knospen auch am festsitzenden Blatt durchaus möglich ist. Im allgemeinen ist man wohl leicht geneigt, „Wundhormone" als Ursache der Regeneration anzunehmen. Haberlandt (1921) beobachtete nach kräftigem Abspülen der plasmatischen Reste der verwundeten Zellen von Kohlrabi, oder bei Durchreißen statt Durchschneiden von Crassulaceenblättern, weder Zellteilung noch Kallusbildung. Er nimmt an, daß von den verwundeten Zellen „Hormone" gebildet werden, die in

den angrenzenden Zellen Teilungen hervorrufen. Außer diesen nimmt er noch aus dem Leptom hervorgehende Teilungssubstanzen an. Auch Lamprecht (1918) konnte bei Versuchen mit Peperomia und Br.-Blattstücken stets einen Einfluß des Siebteils nachweisen. Das zwischen diesen Teilungssubstanzen und den Wundhormonen, die sich nur in Umgebung der Wunde bilden, ein prinzipieller Unterschied besteht, ist nicht gesagt; der Siebteil könnte dabei auch die Funktion der Reizleitung übernehmen, wie Goebel (1908) es annimmt. Bei Betrachtung der ersten Gruppe von Versuchen, bei denen also stets ein Blatt von der Pflanze isoliert wurde, könnte man geneigt sein, auch die Bildung solcher „Wundhormone" an der Schnittfläche des Stieles anzunehmen, die dann durch den Siebteil der Leitbündel zu den Randknospen gelangen und deren Entwicklung anregen. Es wurde daher versucht, ob man etwa durch starkes Abspülen der Schnittfläche des Blattstieles die Entwicklung der Randknospen verhindern oder wenigstens abschwächen kann. Alle Versuche in der Richtung fielen hingegen gänzlich negativ aus. Einen sicheren Beweis, daß für die Entwicklung der Randknospen keine Wundhormone maßgebend sind, bietet die zweite Gruppe von Versuchen, bei denen eine Knospenentwicklung am festsitzenden Blatt erzielt wurde. Von den mechanischen Unterbrechungen der Leitungsbahnen (Durchschneiden des Mittelnerven oder Abquetschen desselben) sei hier abgesehen, da ja in diesen Fällen auch eine Verwundung vorliegt, bei der die Bildung von Hormonen möglich wäre. Aber selbst unter diesen findet sich ein negativer Beweis. Würden sich nämlich tatsächlich solche Wundhormone bilden, so müßten sie sich auch bei Durchschneiden der Seitennerven bilden und die Randknospen müßten sich entwickeln. Tatsächlich entwickeln sie sich aber nur, wenn der Mittelnerv durchschnitten ist. Weiter erfolgte Knospenbildung bei Abkühlen der Wurzeln, bei Eingipsen der Vegetationspunkte, Abkühlen des Blattstieles oder Eintauchen in Wasser oder wasserdampfgesättigte Luft; schließlich lassen sich auch die Narkotisierungsversuche mit Äther anführen, alles Eingriffe in die Lebenstätigkeit der Pflanze, ohne sie zu verletzen. Es läßt sich also wohl mit Bestimmtheit sagen, daß nicht die Verwundung und die dadurch entstandenen Wundhormone die Entwicklung der Knospen auslösen. Goebel wies schon darauf hin, daß „Wundreiz" nicht die Auslösung der Entwicklung ist. Wir sehen hierin einen prinzipiellen Unterschied gegenüber den Verhältnissen bei Begonia, wo man die Verwundung an sich als ausschlaggebend für die Bildung der Adventivsprosse und -wurzeln hält (Hartsema 1924 bzw. 26). Ebenso erhielt Lundegårdh (1913) bei Coleus Wurzelbildung, wenn er eine Längs-

wunde anbrachte, durch die der Stofftransport nicht gestört wurde, die also ebenfalls eine Folge von Wundhormonbildung ist. Wir wissen nun aber, daß ein Abtrennen des Blattes von der Mutterpflanze die Entwicklung seiner randständigen Knospen zur Folge hat. Das Entstehen von Wundhormonen kommt nicht in Frage: so müssen irgendwelche andere Folgen des Abtrennens in Betracht kommen, die wohl in der Unterbrechung der Leitungsbahnen zu suchen sind. Sehen wir die beschriebenen Versuche beider Gruppen daraufhin durch, so läßt sich feststellen, daß jedesmal, wenn Randknospenentwicklung erfolgte, eine Leitbündelunterbrechung bzw. Funktionsstörung derselben die Ursache war. Diese Funktionsstörung konnte auf verschiedene Weise erreicht werden, entweder auf „mechanischem" oder auf „physiologischem" Wege, ganz oder teilweise. Eine mechanische Unterbrechung erfolgte durch Durchschneiden oder Abquetschen der Leitbündel eines Blattes. In diesem Fall war die Hemmung also partiell, es wurde nur ein Blatt aus dem Verband der ganzen Pflanze isoliert, der Erfolg war, daß nur die Knospen eben dieses isolierten Blattes sich entwickeln konnten. Störungen der gesamten leitenden Elemente auf mechanischem Wege geschah durch Entfernen oder Eingipsen des Sproßvegetationspunktes, oder durch Abschneiden des Wurzelsystems. In diesem Falle wurde den Knospen sämtlicher Blätter Entwicklungsmöglichkeit gegeben. Für die physiologische Isolation gilt das gleiche, partiell wurde sie durch Abkühlen eines Blattstieles, vollkommen durch Wurzelkühlung bewirkt. Fragen wir uns nun, welche Bedeutung eine solche Unterbrechung der Leitungsbahnen hat, so bieten sich da verschiedene Möglichkeiten einer Erklärung. Man kann entweder annehmen, daß bestimmte hemmende Stoffe, die von den Sproß- bzw. Wurzelvegetationspunkten gebildet werden, nun nicht mehr zu den Randknospen gelangen oder aber, daß bestimmte, zur Entwicklung notwendige Stoffe nicht mehr abgeleitet werden können. Letzteres möchte ich für wahrscheinlich halten. Häufig verbreitet ist die Auffassung, daß bei Leitbündelunterbrechung durch Schnitte eine Anhäufung von Nährstoffen oberhalb der Schnittwunde eintreten. Über die Beschaffenheit der Stoffe gehen die Meinungen auseinander. Sachs (1879) spricht von einer Anhäufung sproß- und wurzelbildender Substanzen, während Wiesner (1892) eine Anreicherung plasmatischer Substanzen annimmt. Winkler (1912) dagegen betrachtet dieselbe nicht als primären Reiz. Eine solche Anhäufung braucht nun nicht nur oberhalb einer Schnittwunde zu sein; indem man auf irgendwelche Weise eine allgemeine Stauung in den Leitungsbahnen hervorruft, kann man ebenfalls verhindern, daß Stoffe aus dem

Blatt abwandern. Die Korrelation zwischen Adventivknospen und den übrigen Vegetationspunkten scheint mir darin zu bestehen, daß in einer Pflanze mit normal arbeitenden Leitungsbahnen spezifische Stoffe von den Randknospen abgeleitet werden, sei es, daß sie vom Hauptvegetationspunkt, oder nach dessen Entfernung von den übrigen Sproßvegetationspunkten (Achselknospen), oder den Wurzelvegetationspunkten benötigt werden. Sobald diese Stoffe nicht abwandern können, werden sich die Randknospen entwickeln. So ist es auch verständlich, daß ältere Blätter häufig ohne sichtbaren Anlaß treiben. In einem alten Blatt ist die Tätigkeit der leitenden Elemente nicht mehr so lebhaft wie in jungen Blättern. Allmählich sind mehr Stoffe vorhanden als abtransportiert werden, die nun für die Entwicklung der bisher ruhenden Randknospen benutzt werden. Außerdem stellt der Hauptvegetationspunkt, wenn die Pflanze älter wird, namentlich zur Blütezeit allmählich sein Wachstum ein, zum mindesten ist es nicht mehr so lebhaft wie zuvor. Es werden also hier nicht mehr soviel Stoffe verbraucht, infolgedessen werden sie, wenn sie mit den Saftströmen in der Pflanze auf anderes embryonales Gewebe stoßen, dieses zur Weiterentwicklung anregen. Welcher Art diese Stoffe sind, darüber läßt sich nichts sagen, ob es Nährstoffe oder spezifische Wachstumsstoffe sind, konnte bisher noch nicht festgestellt werden. Jedenfalls läßt sich, wie mir scheint, die Randknospenentwicklung dadurch erklären, daß spezifische Stoffe aus dem Blatt bei Funktionsstörung der Leitungsbahnen nicht abwandern können. Ob dabei nun der Sieb- oder der Gefäßteil eine Rolle spielt, läßt sich schlecht entscheiden; einmal hat man es nicht in der Hand, nur den einen von beiden funktionsuntüchtig zu machen. Man kann wohl durch Ringelung eines Stengels den Siebteil entfernen, ohne die Gefäße zu verletzen; umgekehrt ist es aber bisher nicht möglich, die Gefäße zu entfernen, ohne auch das Phloëm in Mitleidenschaft zu ziehen. Ferner könnte man auch an einen sekundären Einfluß denken; bei Inaktivierung bzw. Unterbrechung des Phloëms kann korrelativ auch das Xylem außer Tätigkeit gesetzt werden. Schließlich weiß man nicht einmal sicher, ob das Xylem ausschließlich der Wasserleitung und damit dem Transport anorganischer Substanzen von der Wurzel zum Gipfel dient, das Phloëm dagegen dem Abtransport der durch die assimilatorische Tätigkeit der Blätter entstandenen organischen Stoffe zur Wurzel hin. Es ist im Gegenteil nach neueren Ansichten anzunehmen, daß letztere Funktion häufig auch vom Xylem mit übernommen wird (Strasburger 1923 und dort zit. Lit.). Bevor man daher nicht in diesem Punkte Klarheit hat, wird eine Entscheidung,

ob nun Phloëm oder Xylem bei der Stoffstauung die erste Rolle spielen, nicht möglich sein; man wird vielmehr annehmen müssen, daß beiden eine gewisse Bedeutung zukommt.

III. Das Austreiben der Achselknospen.

Bei Betrachtung der Achselknospen fällt zunächst auf, daß ihre Zahl bei den einzelnen Spezies verschieden ist. Während man bei Br. calyc. stets nur eine Knospe in jeder Blattachsel findet, hat sowohl Br. cren. wie auch prolif. in jeder Achsel zwei, die normale Achselknospe und eine seriale Beiknospe. Diese kommt normalerweise nicht zur Entwicklung, sondern erst dann, wenn man die eigentliche Achselknospe entfernt hat. Gelegentlich kommt es zwar bei cren. auch vor, daß sich beide Knospen gleichzeitig entwickeln (was ich bei prolif. niemals beobachten konnte); in diesem Fall ist dann die Serialknospe stets schwächer als die Achselknospe selbst. Wie die Randknospen der Blätter, so bieten auch die Achselknospen reichliche Gelegenheit zum Studium der Korrelation. Einmal stehen sie unter dem Einfluß des Hauptvegetationspunktes und der Wurzelvegetationspunkte, ferner besteht auch eine Korrelation zwischen den am Sprosse aufeinanderfolgenden Achselknospen selbst, die wir als Polarität im Pflanzenreich weitverbreitet finden.

Loebs „mass-relation". Loeb erwähnt in seiner Arbeit (1924) die bekannte Tatsache, daß bei einem entblätterten Sproßstück in feuchter Luft nur die beiden Knospen des obersten Knotens zur Entwicklung kommen, während die übrigen Knospen „schlafend" bleiben. An seiner Basis bildet der Sproß Wurzeln. Teilte Loeb dagegen ein Sproßstück in so viele Stücke als es Knoten hatte, so entwickelten sich sämtliche Knospen. An Hand von Trockengewichtsbestimmungen will er, in gleicher Weise wie bei den Blattversuchen, die Gültigkeit seines „mass-relation" beweisen, das hier nur kurz erwähnt bleiben mag. Je kleiner das regenerierende Sproßstück, desto schwächer entwickelt sich die Achselknospe. Diese Erscheinung hatte Loeb schon in einer früheren Arbeit (1915) beschrieben. Er drückt sich folgendermaßen aus: „if an organ a inhibits the regeneration or growth in an organ b, the organ b often accelerates and favors the regeneration in a". Bezeichnen wir also die apikale Achselknospe mit a und basipetal fortschreitend die folgenden Knospen mit b, c usw., so wird nach Loeb, wenn a hemmend auf b und c wirkt, umgekehrt b und c das Austreiben von a begünstigen. Wenn man nämlich a mit einem schmalen Sproßstück isoliert, so werden sich häufig die beiden Knospen in a

überhaupt nicht entwickeln. Diese Tatsache scheint mir ganz erklärlich, während mir der Loebsche Satz nicht unbedingt richtig erscheint. Die Achselknospe benötigt zu ihrer Entwicklung Nährstoffe, die sie aus dem Sproßstück bezieht. Je kleiner nun das Sproßstück ist, um so weniger Material wird ihr zur Verfügung stehen. Isoliert man einen einzelnen Knoten, so wird eben die Minimumgrenze überschritten sein, die Knospe kann sich nicht mehr entwickeln. Sind dagegen die beiden angrenzenden Internodien ziemlich groß, so daß den Knospen mehr Nährstoffe zur Verfügung stehen, so können sie sich kräftig entwickeln (vgl. Renich, l. c. p. 193, plate VI, 28). Nimmt man zwei oder mehr Knoten hintereinander, so kann die apikale Achselknospe ebenfalls wesentlich mehr Nährstoffe beziehen. Sie entwickelt sich kräftig und hindert die folgenden Knospen b und c am Austreiben. Damit ist aber nicht bewiesen, daß nun b und c fördernd auf a einwirken, man kann z. B. ruhig die Knospen in b und c entfernen, so wird man keinen Unterschied feststellen, die Hauptsache ist, daß Internodien und Knoten selbst nicht entfernt werden, damit den Knospen in a reichlich Nährstoffe zur Verfügung stehen. Es scheint mir keineswegs, daß diese „simple rule" ohne weiteres „the phenomena of inhibition of regeneration" erklärt. (Eine gleiche Kritik findet sich schon bei Goebel 1916.) Was wir bei diesen Versuchen feststellen, ist die Polarität, für die man bisher noch keine endgültige Erklärung gefunden hat. Man kann eine gewisse Zweckmäßigkeit darin erblicken, die Achselsprosse haben häufig den durch Verwundung verloren gegangenen Sproßgipfel zu ersetzen. Doch solche teleologischen Deutungen bringen uns der Lösung des Problems keinen Schritt näher.

Polarität. Gerade das Polaritätsproblem ist ein häufig umstrittenes. Voechting betrachtet die Polarität als Folge einer inneren Kraft, „deren Bestreben dahin gerichtet ist, an der Spitze des isolierten Zweigstückes Triebe, an der Basis Wurzeln zu bilden". Fitting (1903) betrachtet die Polarität als „Grundeigenschaft der lebenden Substanz". Er kommt zu seiner Ansicht mit Hinblick auf die Polaritätserscheinungen bei der Reizleitung. „Daß diejenige Polarität, die sich in den Reizleitungsvorgängen äußert, nicht durch die Richtung des Nahrungsstroms bedingt wird, liegt wohl auf der Hand. Wahrscheinlich dürfte sie nur in der Struktur der lebenden Substanz ihre Erklärung finden." Sachs (1879) nimmt an, daß in den Blättern spezifische Substanzen gebildet werden, die zu den Sproß- bzw. Wurzelvegetationspunkten abgeleitet werden. Es müßten sich also bei Isolierung eines Sproßstückes an der basalen Schnittfläche stets wurzelbildende, an der apikalen dagegen

sproßbildende Substanzen ansammeln. Er nimmt also eine chemische Verschiedenheit des auf- bzw. absteigenden Saftes an. Auch Goebel (1908) vertritt den Standpunkt, „daß schon im unverletzten Zustand zu den Sproßvegetationspunkten hin ein anderes Baumaterial wandert als zu den Wurzeln". Es ist also die Polarität der Ausdruck der in der Pflanze vorhandenen Baustoffverteilung (Goebel 1905, Morgan 1907). Daß die Leitungsbahnen bei der Polarität wirklich von solcher Bedeutung sind, wird besonders verständlich, meint Goebel, bei Betrachtung der Verhältnisse am Blatt. In einem Blatt ist nur eine Strömungsrichtung vorhanden, infolgedessen werden sowohl Wurzeln als Sprosse basal auftreten. (Vgl. die Adventivbildungen auf dem Blatt von Begonia.) In ähnlicher Weise erklären auch Beyerinck (1882) und Lundegardh (1913) die Polarität. Loeb hingegen hält nicht die chemische Verschiedenheit des auf- bzw. absteigenden Saftes für maßgebend. Er nimmt vielmehr an, daß bei gleicher Beschaffenheit dieser im Aufsteigen erst die Sproßanlagen, im Absteigen zuerst die Wurzelanlagen trifft. Er sucht das damit zu beweisen, daß ein Blatt sowohl Wurzel- wie Sproßwachstum fördernd beeinflussen kann. Diese Erklärung scheint mir nicht unbedingt überzeugend zu sein. Man müßte sich dann doch an jeder Anlage einen Teil des Gewebes als Sproß, einen zweiten als wurzelbildend denken. Der aufsteigende Saft erreicht aber doch zweifellos zuerst die am weitesten unten gelegene Achselknospe und zuletzt die apikale, trotzdem entwickelt sich diese zuerst. Erst wenn man diese entfernt, entwickelt sich die darunterliegende, zu der der aufsteigende Saft aber schon eher gelangt. Loeb lehnt Childs „Hypothesis of Axial Gradients" ab, da diese Hypothese in Widerspruch mit seinem „massrelation" steht. Teilt er ein Sproßstück in so viele Stücke als es Knoten hat, so meint er, müßten nach Child die Achselknospen des obersten Knotens sich eher entwickeln als die des folgenden und so fortlaufend zur Basis hin. Er beobachtete aber, daß „gleichgroße Stücke in gleicher Zeit und unter gleichen Bedingungen gleiche Mengen Sprosse hervorbringen", also müßte die Entwicklung ziemlich gleichzeitig einsetzen.

Einfluß der Schwerkraft. Schon Voechting beobachtete einen Einfluß der äußeren Bedingungen auf die Polarität, ebenso Küster (1904) und Winkler (1912). Als äußerer Faktor sei zunächst die Schwerkraft in Betracht gezogen. Loeb beschreibt einen Einfluß der Schwerkraft sowohl auf die Wurzel- als auf die Achselsproßbildung. Ähnlich wie bei den früher erwähnten Blattversuchen soll sich bei einem horizontal gelegten Sproßstück der „tissue sap" an der unteren Seite des Sprosses ansammeln und dadurch auf dieser die Wurzelbildung

fördern, auf der gegenüberliegenden oberen Seite dagegen hemmen. Abgesehen von der schon vorher erwähnten Schwierigkeit, sich eine Vorstellung von diesem „Sammeln" des Saftes auf der unteren Seite zu machen, ist es nicht einzusehen, warum dieser Saft nur Wurzel- und kein Sproßwachstum anregen soll, da auf der unteren Seite ebensogut Gewebe zur Sproß- wie zur Wurzelbildung vorhanden sein müßte. Daß sich bei Horizontallegen eines Sprosses die Wurzeln auf der unteren Seite bilden, ist meist beobachtet worden und trifft auch für Br. zu, und man schreibt diese Eigenschaft auch der Einwirkung der Schwerkraft zu; eine Erklärung hat man bisher noch nicht dafür finden können und hat sie meiner Meinung nach auch nicht in der Loebschen Deutung gefunden. Daß die Schwerkraft nur einen beschränkten Einfluß auf die Polarität hat, zeigt der Versuch, der immer wieder gemacht wird: die Inversstellung eines Sproßstückes. Es entstehen stets Wurzeln am normalen basalen Ende, die Sprosse dagegen am apikalen. Die Sprosse von Br. zeigen hierin ein abweichendes Verhalten gegenüber dem Verhalten von Weidenstecklingen. Bei Inversstellung eines Weidenstecklings entwickeln sich bekanntlich die Wurzeln viel weiter zur Spitze des Sprosses hin, als in normaler Stellung, wo sie nur in der Nähe des Schnittes am basalen Ende entstehen. Bei Br. bilden sich auch bei Inversstellung des Sprosses Wurzeln nur bis etwa 1 cm oberhalb der Schnittfläche. Der Unterschied mag dadurch zu erklären sein, daß bei Weiden ruhende Wurzelanlagen zur Entwicklung kommen, während die Adventivwurzeln von Br. direkte Neubildungen sind. Bei horizontaler Lage eines Sprosses hat die Schwerkraft insofern einen Einfluß, als Wurzeln nur an der Unterseite entstehen. Daß dies nicht etwa Lichteinfluß ist, geht daraus hervor, daß auch im Dunkeln die Wurzeln nur an der Unterseite gebildet werden. Es ist also bei vertikaler Lage des Sprosses der polare Charakter unabhängig von der Schwerkraft, während bei Horizontalstellung letztere einen Einfluß auf die Wurzelbildung hat. Nach der Loebschen Auffassung müßte dann ein Sammeln des „tissue sap" nur in horizontaler Lage möglich sein, was aus der anatomischen Struktur des Sprosses schlecht zu erklären sein dürfte.

Einfluß der Zentrifugalkraft. Anschließend an den Einfluß der Schwerkraft wurde auch der Einfluß der Zentrifugalkraft studiert. Küster (1904, 1906) konnte durch Zentrifugieren von Weidenstecklingen die Organbildung in deutlich erkennbarer Weise beeinflussen, indem nämlich stets eine Hemmung der Organbildung eintrat, die auch eine Nachwirkung zeigen konnte, und zwar war die Hemmung am stärksten an den Stellen, die am weitesten vom Drehungsmittelpunkt entfernt waren. Eine so

deutliche Beeinflussung, wie Küster sie bei Salix vitellina feststellte, konnte ich zwar bei meinen Versuchen mit Br. nicht beobachten. Die Umdrehungszahl der Zentrifuge war die gleiche, wie bei den Blattversuchen (400 Touren pro Minute). Die Dauer wurde bei den einzelnen Versuchen variiert. Bei einem Versuch wurden stets 50 % der zum Versuch benutzten Stengel basipetal, die übrigen 50 % akropetal zentrifugiert, um möglichst die gleichen Bedingungen zu haben. Bezeichnet man die Knoten von der Spitze zur Basis fortlaufend mit 0, 1, 2 usw., so ergaben sich folgende Resultate:

Dauer des Versuches	basipetal zentrifugierte zeigten Knospenentwicklung in	akropetal zentrifugierte zeigten Knospenentwicklung in
29. III. 1926 bis 13. IV. 1926	0	0 + 1 + 2 + (3 + 4)
14. IV. 1926 bis 22. IV. 1926	0 + 1	0 + 1 + 2 + 3
1. V. 1926 bis 10. V. 1926	0 + 1 (+ 2)[1])	0 + 1 + 2 + (3 + 4 + 5)
1. V. 1926 bis 10. V. 1926	0 + 1 + 2	0 + 1 + (2 + 3)
15. V. 1926 bis 17. V. 1926	0 + 1 (+ 2)	0 + 1 + 2
15. V. 1926 bis 17. V. 1926	0	0 + 1
15. V. 1926 bis 17. V. 1926	0 + 1	0 + (1 + 2)

1) ( ) entw. sich später nicht weiter.

Die Zentrifugalkraft hat also nicht die Fähigkeit, die Polarität weitgehend zu beeinflussen oder gar umzukehren. Man könnte sich auf Grund der Loebschen Auffassung vorstellen, daß durch das Zentrifugieren der sproßbildende Saft nach außen geschleudert würde und so stets die peripheren Knospen zur Entwicklung kämen, gleichgültig ob es nun basale oder apikale sind. Dieses ist offenbar nicht der Fall. Betrachtet man zunächst die akropetal zentrifugierten Sprosse, so zeigt sich bei ihnen weiter keine Besonderheit gegenüber nicht zentrifugierten. Zur Entwicklung gelangen wie gewöhnlich die Knospen der Knoten 0—2 (selten 3). Bei den basipetal zentrifugierten zeigt sich eine gewisse Schädigung. Es treiben nur die Knospen 0—1 (selten 2), außerdem sind sie schwächer entwickelt als normalerweise. Eine Verschiebung der Entwicklung zum basalen Pol läßt sich aber nicht feststellen. Bei Anwendung schwächerer Zentrifugalkräfte und kürzerer Dauer ist gar kein Einfluß zu verzeichnen. Die drei Spezies verhalten sich wiederum ziemlich gleich, doch sei erwähnt, daß sich auch hier calycium am empfindlichsten erwies. Noch weitere Einzelergebnisse hier anzuführen, würde wenig Sinn haben, da sie alle im wesentlichen nichts Neues bringen. Sehr deutliche Resultate wurden in keinem Fall erzielt. Wieweit eine Beeinflussung der Polarität überhaupt möglich ist, kann an dieser Stelle nicht erörtert werden, da dies aus dem Rahmen der Arbeit herausfällt. Offenbar verhalten sich die Pflanzen ganz verschieden;

außerdem gehen die Meinungen der einzelnen Autoren stark auseinander. (Man vgl. hierüber Küster, Voechting u. a.)

Einfluß apikaler bzw. basaler Blätter auf Wurzel- und Sproßbildung. In diesem Kapitel sei zunächst in Kürze die Loebsche Theorie des auf- bzw. absteigenden Saftes beschrieben. Bei Besprechung der Polarität betont er, daß diese nicht auf die chemische Verschiedenheit der Ströme in der Pflanze zurückzuführen sei; dennoch nimmt er — und mit Recht — eine solche an. Von der Wurzel nach oben wird Stickstoff in Form von NO_3' oder NH_4' befördert, andererseits wird der durch die Tätigkeit der Blätter gebildete Zucker und andere Kohlehydrate abwärts befördert. Er nimmt nun an, daß in dem abwärtsströmenden Saft Stoffe enthalten sind, die das Austreiben der Achselknospen hindern, und zwar sollen die direkt auf dem Wege liegenden stärker gehemmt sein als die (infolge der dekussierten Blattstellung) unter einem Winkel von 90° zum Blatt stehenden (vgl. auch Loeb 1924, S. 94, Fig. 70). Entblätterte er also ein Sproßstück von 5 Knoten (0—4) bis auf ein Blatt in 0, so entwickelte sich die gegenüberliegende Knospe, oder, falls er diese entfernte, die Knospe in 2 an der gegenüberliegenden Seite (l. c. Fig. 72). Ließ er nun in 0 statt einem ganzen Blatt nur ein Blattstück stehen, so hörte die hemmende Wirkung auf und die Knospe in 1 konnte sich entwickeln. Er versucht dann noch genauer den Weg des absteigenden Saftes anzugeben. Der aus der rechten Hälfte des Blattstieles kommende soll nur die an der rechten Seite liegenden Knospen hemmen, während der aus der anderen Seite kommende die gegenüberliegenden hemmt. Loeb schnitt eine Hälfte der Blattstielbasis fort und die an derselben Seite in 1 liegende Knospe konnte sich entwickeln (l. c. Fig. 73). Gleiche Versuche, die ich mit Pflanzen verschiedenen Alters des öfteren und auch zu verschiedenen Jahreszeiten anstellte, zeigen längst nicht so regelmäßige Resultate, wie man es nach den Loebschen Ausführungen annehmen sollte. Ein sonst entblättertes Sproßstück mit nur einem Blatt in 0, dem die gegenüberliegende Achselknospe genommen war, zeigte entweder Entwicklung der Achselknospe in der Blattachsel selbst — statt wie Loeb sagt Entwicklung der gegenüberliegenden Knospe in 2 — oder Entwicklung der Knospe in der Blattachsel und beider Knospen in 1. Genau das gleiche Resultat ergab sich bei Reduktion des Blattes auf ein kleines Stück oder beim Abschneiden der halben Blattstielbasis. Ließ man beide apikale Blätter stehen, so zeigte sich nicht nur Wurzelbildung am basalen Ende, wie Loeb angibt, sondern außerdem entwickelten sich die beiden in der Achsel der Blätter stehenden Knospen.

Daß die Wurzelbildung bei einem Sproß mit apikalem Blattpaar wesentlich stärker ist als bei einem völlig entblätterten Steckling, ist ohne Zweifel und wurde schon früher von Goebel betont. Dagegen scheint mir die hemmende Wirkung eines Blattes auf darunterliegende Achselknospen nicht eindeutig bewiesen. Es scheint mir vielmehr, als ob das Blatt keinen hemmenden Einfluß auf darunterliegende Achselknospen hat, wohl auf seine eigene, was ja eine allbekannte Tatsache ist. In dem oben beschriebenen Fall geht die Hemmung von der Achselknospe in 0 (in der Blattachsel) aus und nicht vom Blatt selbst! Da die gegenüber dem Blatt liegende Knospe in 0 entfernt ist, treibt, dem polaren Charakter entsprechend, die am weitesten oben liegende Knospe aus, in diesem Fall also die in der Blattachsel befindliche. Genau wie bei einem gänzlich entblätterten Sproß ist aber die hemmende Wirkung dieser Knospe nicht immer so groß, daß sich die Knospen in 1 nicht entwickeln könnten, vielmehr kann man häufig eine Entwicklung der Knospen in 1 beobachten, diese verhindern ihrerseits eine Entwicklung der Sprosse in 2 usf. Etwas Bestimmtes über den Weg der Stoffe, die aus dem Blatt kommen, überhaupt über den Weg der Stoffe in der Pflanze auszusagen, scheint mir bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse sehr gewagt, da man, wie schon gesagt, nicht einmal sicher weiß, ob das Xylem ausschließlich der Wasserleitung dient, oder ob in ihm auch eine Ableitung organischer Substanzen stattfindet. Auch in diesem Fall kann also die Loebsche Theorie keineswegs als bewiesen gelten.

Weiter stellt Loeb die Frage, ob basale Blätter die hemmende Wirkung apikaler aufheben können, und er kommt zu dem Schluß, daß dies nur möglich ist, wenn ein apikales Blatt vorhanden ist, nicht aber wenn beide apikalen Blätter stehen bleiben. Ein Blattpaar in 2 kann also nicht die Wirkung eines Blattpaares in 0 aufheben, d. h. es werden nur Wurzeln am basalen Ende gebildet. Ein Blatt in 2 dagegen soll die Wirkung eines Blattes in 0 an der gegenüberliegenden Seite aufheben; ist nämlich die gegenüber dem Blatt liegende Knospe in 0 entfernt, so treiben die Knospen in 1, sind diese auch entfernt, so treibt die in der Blattachsel in 0. Auch hierfür konnte ich keine Bestätigung finden. Bei einem apikalen und basalen Blattpaar trieben häufig die Knospen in 0, bei Gegenwart eines Blattes in 0 trieben die Knospen in 1 sowohl mit wie ohne Blatt an der Gegenseite in 2. Loeb macht die Gültigkeit dieser Regel abhängig von dem Alter des Sprosses — nur bei Sprossen, die jünger als 1 Jahr sind, soll sie gelten! — Es wurde schon vorher darauf hingewiesen, daß ich meine Versuche mit Sprossen verschiedenen Alters — meist unter 1 Jahr — gemacht habe.

Loeb sieht zwei Möglichkeiten der hemmenden Wirkung des auf- und absteigenden Saftes, einmal, daß dieser bestimmte „Hormone" enthält, die direkt die Sproßbildung verhindern und die Wurzelbildung fördern, oder daß die Hemmung eine indirekte ist, indem der Saft für Längen- und Dickenwachstum des Sprosses selbst verbraucht wird, so daß wenig Substanzen zur Entwicklung der Achselknospen übrigbleiben. Er entscheidet sich für letztere Möglichkeit, da die erste in Widerspruch steht mit seiner „Polaritätstheorie". Inwieweit diese Polaritätstheorie zutrifft wurde schon vorher besprochen. Aber selbst angenommen, sie bestände zu Recht und es träfe zu, daß die Hemmung eine indirekte wäre, warum werden dann aber die Knospen, die direkt auf dem Wege des absteigenden Saftes liegen, stärker gehemmt als die nur seitlich davon liegenden? Es müßte dann doch gerade der am weitesten oben gelegenen Knospe noch am meisten Material zur Verfügung stehen, und so die hemmende Wirkung auf diese geringer sein als auf die darunterliegende. Es scheint mir dies ein Widerspruch zu sein, den Loeb nicht beachtete! Ebenso bleibt der schon früher erwähnte Fall unverständlich, nämlich daß bei Reduktion des Blattes auf ein Blattstück nur die im ersten darauffolgenden Knoten liegenden Knospen sich entwickeln können. Von einem Blattstück wird doch weniger Material ausgesandt als von einem ganzen Blatt. Der Verbrauch des Stammes zwischen Blatt und Knospe wird der gleiche bleiben, also steht in diesem Falle der Knospe noch weniger Material zur Verfügung und die „sekundäre Hemmung" müßte eine noch größere sein. Loeb behandelt manche Fälle, als ob hemmende Stoffe von einem Blatt ausgingen, andere wieder, als ob die Hemmung eine sekundäre sei, als ob also Material für Längen- und Dickenwachstum der dazwischenliegenden Internodien benötigt würde, und so den Knospen das notwendige Material entzogen würde. Auf seine quantitativen Belege soll hier nicht mehr näher eingegangen werden, da das Notwendige schon vorher gesagt wurde. Schließlich sei noch ein Versuch Loebs (vgl. auch l. c. S. 106, Fig. 83) erwähnt, indem er zeigen will: „that the descending sap sent out by the leaf in crossing over to the other side of the stem underwent a change, consisting in the loss of the inhibitory substance". Abgesehen davon, daß er hier plötzlich wieder von einer „inhibitory substance" spricht, dürfte dieser Versuch wohl sehr angreifbar sein. Bei einer derartigen Verstümmelung eines Sprosses kann man wohl kaum noch eine regelmäßige Reaktion erwarten. Bei öfterem Wiederholen dieses Versuches wird man sicher jedesmal die Längsspaltung anders durchführen, so daß die davon betroffene Achselsproßanlage in 1 bald geteilt, bald

mehr auf die eine, bald mehr auf die andere Seite kommt, und da noch von einem „crossing over“ des Saftes zu sprechen, scheint mir äußerst gewagt. Experimentelle Untersuchungen hierüber ergaben auch stets abweichende Resultate.

In einem weiteren Kapitel seines Buches spricht Loeb von „inhibitory effects of a second order“. Seine Ausführungen in diesem Kapitel stehen meiner Ansicht nach im Gegensatz zu den vorher von ihm aufgestellten Theorien. Er nimmt z. B. zwei Sproßstücke, entblättert beide bis auf ein Blatt in 0; bei einem der beiden entfernte er die dem Blatt gegenüberliegende Knospe; in diesem Fall soll sich die Knospe in 2 an der gegenüberliegenden Seite des Blattes entwickeln, während sich im anderen Fall die Knospe in 0 ebenfalls gegenüber dem Blatt entfaltet. Entfernte er auch die Knospe in 2, so entwickelte sich die entsprechende in 4. Stets soll die Knospe in 0 kräftiger sich entwickeln als die in 2, diese wiederum kräftiger als die in 4. Er sagt also, je größer die Entfernung zwischen apikalem Blatt und austreibender Knospe ist, um so schwächer ist letztere entwickelt. Er führt diese Erscheinung auf Verbrauch des absteigenden Saftes von seiten des Sprosses zurück; somit müßte also der absteigende Saft nicht nur, wie er vorher ausführte, auf der Seite, auf der das Blatt ist, sich bewegen, sondern er müßte auch auf die andere Seite übertreten und dort die Knospe in 0 eher erreichen als wie in 2 usw. Wie gesagt führte er aber doch vorher gerade aus, daß der absteigende Saft nur auf eine Seite des Sprosses fließt, und daß die Knospe sich am kräftigsten entwickeln kann, die am wenigsten von dem absteigenden Saft berührt wird! Es herrscht in der Gesamtheit seiner Ausführungen absolut keine Klarheit, ob er nun hemmende Stoffe annimmt, die vom Blatt nach abwärts wandern, oder ob er das Nichtaustreiben der Achselknospen auf Materialverbrauch von seiten der Internodien schiebt. Experimentelle Untersuchungen hierüber zeigten häufig andere Ergebnisse, als Loeb sie angibt. Alle Versuche von Loeb wurden mehrmals nachgeprüft; hier mag die Angabe einiger Beispiele genügen. Ein der Länge nach gespaltener Sproß mit einem apikalen Blatt (vgl. l. c. Fig. 93) zeigte außer Bewurzelung am basalen Ende meist auch Entwicklung der Achselknospe am apikalen Blatt. Trennte man auch das apikale Blatt noch ab, so trat trotzdem Bewurzelung — wenn auch schwächer als im ersten Fall — ein. Bei einem Sproß mit apikalem Blatt, dem alle Achselknospen gegenüber dem Blatt genommen waren bis auf die in 4, trat statt deren Entwicklung — wie Loeb angibt — meist Bildung der Knospe in der Blattachsel auf. In all diesen Versuchen drückt sich

stets die Polarität deutlich aus. Die apikalen Knospen werden sich stets eher entwickeln als die basalen, auch wenn ein apikales Blatt vorhanden ist. Bei Gegenwart eines basalen Blattes sollen — nach Loeb — die Verhältnisse gerade umgekehrt liegen, d. h. je größer der Abstand zwischen basalem Blatt und austreibender apikaler Knospe ist, um so kräftiger ist deren Entwicklung. Bei Anwesenheit eines Blattes in Knoten 4 soll also ein Sproß in 0 mehr Trockengewicht bilden als bei Anwesenheit des Blattes in 2. Da ich keine Trockengewichtsbestimmungen gemacht habe, entzieht sich dieser Fall meinem Urteil; experimentelle Untersuchungen zeigten, daß bei Anwesenheit eines Blattes in 2 sich die gegenüberliegende Knospe genau so entwickelte, wie wenn das Blatt in 4 war.

Die Polaritätsversuche hatten Loeb zu der Auffassung geführt, daß der polare Charakter der Regeneration in einem Sproß von Br. nicht durch die chemische Verschiedenheit zwischen auf- und absteigendem Saft bedingt ist, sondern dadurch, daß die Sproß- bzw. Wurzelanlagen in verschiedenen Geweben lokalisiert sind, und daß der aufsteigende Saft zuerst die sproßbildenden, der absteigende zuerst die wurzelbildenden Gewebe trifft. Er versuchte daher festzustellen, ob der auf- bzw. absteigende Saft sich in verschiedenen Kanälen bewegt. Er entfernte entweder die Rinde oder den Zentralzylinder aus einem Sproß, in einer Versuchsreihe wurden bei halbierten Sprossen mit einem basalen Blatt im oberen Teil die zentralen Gewebe, also Mark plus Gefäße entfernt, so daß nur die Rinde stehen blieb (l. c. Fig. 113). „Such stems still formed apical shoots proving that the ascending sap can reach the anlagen for shoot formation through the cortical layers alone". Im anderen Fall (l. c. Fig. 114) wurden halbierten Sproßstücken mit apikalem Blatt im unteren Teil die zentralen Gewebe bis auf die Rinde entfernt. „Such stems were still capable of forming roots at the base and also shoots in the basal part. Hence the ascending and descending sap can reach both the anlagen for shoots and roots through the cortical layers alone." Offenbar machte Loeb keine anatomischen Untersuchungen, wenigstens erwähnt er nichts Dergleichen in seiner Arbeit, und das mag die abweichenden Ergebnisse zwischen seinen und meinen Versuchen erklären. Es wurden die gleichen Versuche angestellt, die nachher stets mikroskopisch geprüft wurden. Es zeigte sich, daß wenn man die zentralen Gewebe bis zur Rindenschicht entfernte, keine Wurzelbildung am basalen Ende der Sprosse mehr eintrat. Die Achselknospen kamen aber noch zur Entwicklung. Die Rinde selbst begann sehr bald abzusterben. Entfernte man nur das Mark, ließ also den Leitbündelring in Verbindung

mit der Rinde, so zeigten sich Zellteilungen im Kambium. Umgekehrt stellten sich bei teilweisem Entfernen der Rindenschichten Teilungen in den freiliegenden Rindenzellen ein. Die Rinde allein blieb niemals längere Zeit über lebensfähig. Erhielt man trotz Herausschneidens des Marks plus Leitbündelringes noch Wurzelbildung, so zeigten spätere mikroskopische Untersuchungen stets, daß Teile der Leitbündel zurückgeblieben waren, von denen aus die Wurzelbildung vor sich ging. Die Rindenzellen haben nicht die Fähigkeit, Wurzeln zu bilden. Die Entstehung der Adventivwurzeln am Sproß ist bei Br. stets im Kambium. Eine „fast exogene" Entstehung der Adventivwurzeln, wie Beyerinck sie als charakteristisch für viele Crassulaceen angibt, konnte für Br. nicht festgestellt werden. In der Literatur sind mir auch keine Fälle bekannt, wo bei Sprossen Wurzelbildung aus Rindenzellen erfolgen soll, Wurzeln sollen vielmehr stets im Kambium oder im Perizykel (vgl. v. Tieghem und Douliot) entstehen. Daß die Achselknospen bei Entfernen des Zentralzylinders im Sproß doch zur Entwicklung kommen, scheint mir leicht verständlich. Diese sind ja nicht wie die Adventivwurzeln direkte Neubildungen. Die Achselknospe ist mehr oder weniger weit in der Blattachsel entwickelt, sie besteht selbst aus embryonalem Gewebe, das sich unter geeigneten Bedingungen entwickeln kann. Durch das Entfernen des Zentralzylinders wird die Knospe also weiter nicht in Mitleidenschaft gezogen, da sie in den peripheren Rindenschichten eingebettet liegt. Für die Wurzelbildung dagegen ist die Anwesenheit der Leitbündel bzw. des Kambiums unbedingt erforderlich. Wenn Loeb Wurzelbildung von der Rinde her beobachtete, liegt das wahrscheinlich daran, daß er Teile des Zentralzylinders zurückließ, was er nicht bemerkte, da er keine mikroskopischen Untersuchungen machte. Außerdem scheinen mir diese Versuche auf Grund der Ringelungsversuche von Goebel (1902) ganz überflüssig. Goebel konnte bei Br. crenat. zeigen, daß bei Entfernen eines Rindenstreifens am Sproß die Randknospen des darüberliegenden Blattpaares sich entwickeln. In diesem Falle werden also nicht die Wasserleitungsbahnen unterbrochen, sondern diejenigen Leitungsbahnen, in denen die organischen Nährmaterialien nach unten transportiert werden. Der Sproß bildet außerdem neue Wurzeln oberhalb der Ringelungsstelle. Daß die Wasserleitungsbahnen weiter funktionieren, ist anzunehmen, da der Sproß an seinem Gipfel weiter wächst. Dieser Versuch steht auch im Einklang mit der vorher erwähnten Theorie, daß die Entwicklung der Randknospen zurückzuführen ist auf spezifische Substanzen, die nicht mehr nach unten abgeleitet werden können, was hier wiederum der Fall ist. Die Loebschen Ver-

suche scheinen mir die Frage nur zu verwickeln statt sie zu lösen, da nach seinen Ausführungen der aufsteigende wie der absteigende Saft sowohl im Zentralzylinder als auch in der Rinde fließen kann. Wozu dieses viele Herumschneiden an der Pflanze, wenn man mit einfacheren Versuchen klarere Resultate erzielen kann!

Renich (1923) konnte bei ihren Versuchen mit Br. crenat. meist keine Bestätigung der Loebschen Angaben finden. Sie betont, daß also seine Regeln für calyc. nicht ohne weiteres auf crenat. anwendbar sind. Meine Versuche, die sowohl mit crenat. als auch mit calyc. angestellt wurden, ergaben ebenfalls nicht die nach Loeb zu fordernden Ergebnisse. An verschiedenem Alter oder verschiedener Jahreszeit kann das Auseinanderwachsen der jeweiligen Ergebnisse wohl kaum liegen, da ich nach Möglichkeit alle Versuche mit verschieden altem Material und zu verschiedenen Jahreszeiten mehrmals ansetzte. Es möchte mir fast scheinen, als ob Loeb zugunsten seiner Theorien seine Ergebnisse allzu sehr verallgemeinert hat. Eine solch einfache Gesetzmäßigkeit, wie er sie aus seinen Versuchen ableitet, besteht meiner Meinung nach nicht. Es fiel mir auf, daß bei Versuchen mit einer größeren Anzahl Pflanzen, die alle gleich alt waren und von derselben Mutterpflanze stammten, die einen so, die anderen so reagierten.

Ich habe mich in diesem Teil meiner Arbeit lediglich darauf beschränkt, die von Loeb beschriebenen Versuche nachzuprüfen, da ich prinzipielle Bedenken gegen diese Art von Versuchen hege. An und für sich ließen sich solche noch auf mannigfache Weise variieren, doch glaube ich nicht, daß man dadurch etwas erreichen könnte. Wenn man einmal derart tiefgreifende Eingriffe in den pflanzlichen Organismus macht, darf man, glaube ich, nicht erwarten, daß die Pflanze noch in irgendeiner gesetzmäßigen Weise reagieren wird. Um dem Problem der Polarität wirklich auf den Grund zu kommen, wird es noch sehr vieler Arbeiten bedürfen. Jedenfalls scheint mir durch die Loebschen Untersuchungen die Frage weder endgültig gelöst, noch tragen sie in irgendeiner Weise zur Lösung des Problems bei. Sie scheint mir im Gegenteil eher komplizierter dadurch, daß Loeb offenbar den Einfluß einer Achselknospe auf die übrigen mit dem Einfluß eines Blattes auf darunterliegende Achselknospen vermengte.

IV. Das Austreiben der Wurzeladventivknospen bei Bryophyllum proliferum.

Zu Beginn der Arbeit wurde schon auf das Wurzelregenerationsvermögen von Br. prolif. hingewiesen. Während diese Spezies in bezug

auf Achsel- und Blattknospenentwicklung weniger plastisch ist als die beiden anderen, vermag sie eine große Anzahl Wurzelsprosse zu entwickeln (Fig. 4). Diese traten anscheinend ganz spontan auf, selbst bei verhältnismäßig noch jungen Pflanzen. Das kolossal schnelle Entstehen der jungen Knospen ließ vermuten, daß es keine eigentlichen Neubildungen sind, sondern wie auch bei den blattbürtigen Knospen eine Entfaltung schon vorher vorhandener Anlagen. Ein Schnitt durch eine Wurzel bestätigte diese Annahme. In den peripheren Rindenschichten kann man auf einem Längsschnitt eine ganze Reihe solcher

Fig. 4. Wurzeln von Bryoph. prolif. mit jungen Adventivsprossen.

Meristemherde beobachten. Beyerinck (1886) unterscheidet bei den Wurzelknospen hauptsächlich zwei Entstehungstypen. Bei dem ersten — zu dem die große Mehrzahl der Wurzelknospen zu rechnen ist — gehen die Knospen aus dem Zentralzylinder, und zwar aus dem Perizykel desselben hervor, wie es z. B. bei Populus alba, Cirsium arvense, Rumex acetosella u. a. der Fall ist. Bei anderen Pflanzen dagegen, z. B. Cochlearia armoracia u. a. ist ihre Beziehung zum Zentralzylinder nicht so eindeutig, obwohl sie auch endogen, und zwar in bestimmten Zonen angelegt werden. Die scheinbare oberflächliche Entstehung dieser Knospen ist daraus zu verstehen, daß die Wurzeln dieser Pflanzen sehr frühzeitig ihre gesamte primäre Rinde verlieren. Abweichend ist das Verhalten

von Aristolochia clematitis, bei der die Knospen regellos zerstreut an der Wurzeloberfläche entstehen. Das gleiche gilt auch für die Entstehungsweise der Wurzelknospen bei Br. prolif., nur daß bei letzteren die Anlage derselben schon lange ruhend vorhanden war. Dennoch möchte ich die Entstehung dieser Knospen als eine endogene bezeichnen. Sie werden wohl in den subepidermalen Rindenschichten gebildet, aber die Epidermis selbst beteiligt sich nicht an ihrer Bildung, sondern wird durchbrochen. Die ältesten Knospenanlagen finden sich stets an der Basis der Wurzeln, während sie zur Wurzelspitze hin weniger zahlreich und schwächer entwickelt werden. Sie werden also mit dem Wachstum der Wurzel fortschreitend angelegt.

Diese Wurzelsproßbildung scheint die normale vegetative Fortpflanzungsweise von Br. prolif. zu sein. Die Pflanze kommt — nach Aussage der Gärtner — erst im dritten Jahr zur Blüte, bildet aber anscheinend in Kultur keine entwicklungsfähigen Samen. Ihre Wurzeln breiten sich ziemlich weit und nahe der Oberfläche aus, so daß den aus den Wurzelknospen gebildeten jungen Pflänzchen Entwicklungsmöglichkeit gegeben ist. Wodurch wird nun die Entwicklung der Knospen ausgelöst? Im Laufe der Untersuchungen ließen sich da einige Gesetzmäßigkeiten feststellen.

Zum Versuch wurden zehn ungefähr gleichwertige Wurzelstücke von einer Pflanze isoliert und fünf von ihnen auf feuchten Sand ausgelegt, während die übrigen fünf in den Sand gegraben wurden, so daß sie vom Licht abgeschlossen waren. Nach etwa 14 Tagen zeigten die im Licht angelegten Wurzeln eine Reihe junger Pflänzchen, die untergegrabenen hatten dagegen keine gebildet. Es lag also die Vermutung nahe, daß Licht zur Entwicklung der Adventivsprosse notwendig sei. Weitere Versuche zeigten aber, daß dies nicht immer der Fall ist. Zunächst wurden junge Wurzeln isoliert und auf feuchtes Fließpapier gelegt, teils hell, teils dunkel. Nach etwa 2 Wochen hatten die im Licht liegenden Wurzeln Chlorophyll gebildelt und ihre Adventivknospen hatten sich entwickelt; die verdunkelten dagegen blieben unverändert. Gleiche Versuche zeigten stets das gleiche Resultat: im Licht Sproßbildung, im Dunkeln nicht. Befeuchtete man aber — bei sonst gleicher Versuchsanordnung — das Fließpapier mit Nährlösung statt mit Wasser, so entwickelten sich auch an den verdunkelten Wurzeln junge Pflänzchen. Offenbar spielen hier Ernährungsverhältnisse eine große Rolle, was weitere Versuche auch bestätigten. Eine Reihe junger Pflanzen wurde in Wasserkulturen gezogen, und zwar solche in Nährlösung hell, solche in Nährlösung mit verdunkelten Wurzeln, also nur der Sproß war dem

Licht ausgesetzt, und eine zweite Serie auf gleiche Weise aber in Leitungswasser statt in Nährlösung. Die Versuchsreihen wurden am 11. V. 1926 angesetzt. Am 14. VI. 1926 traten bei der ersten Gruppe (Licht, Nährlösung) die ersten Sprosse auf. Einige Zeit später zeigten sich auch bei Gruppe III (Licht, Wasser) junge Pflanzen, jedoch viel weniger als bei Gruppe I. Gruppe II und IV zeigten am 26. VIII. 1926, also nach fast 3 Monaten, noch keinerlei Sproßentwicklung. Darauf wurden von Gruppe II (Dunkel, Nährlösung) nun auch die Wurzeln ins Helle gestellt, worauf sich schon nach 11 Tagen der Entwicklungsbeginn der Wurzelsprosse zeigte. Im Verlaufe mehrerer Nährlösungskulturen entwickelten sich vereinzelt auch Wurzelsprosse an verdunkelten Wurzeln, jedoch selten. Wir finden also Knospenentwicklung bei reichlicher Zufuhr von Nährstoffen sowohl im Licht als im Dunkeln, bei mangelhafter Ernährung dagegen scheint Licht zur Entwicklung notwendig zu sein. Es wäre denkbar, daß durch den Einfluß des Lichtes irgendwelche den Knospen notwendige Stoffe gebildet werden, die bei der Anwesenheit von Nährsalzen auch im Dunkeln vorhanden sind. Ob dabei die Wurzel in Verbindung mit der Pflanze steht, die Leitungsbahnen also normal funktionieren, oder ob Wurzelstücke isoliert sind, hat auf die Entwicklung der Wurzelknospen gar keinen Einfluß. Es ist dieses ein wichtiger Unterschied zwischen Blatt- und Wurzelknospen. Bei ersteren sahen wir, daß eine Störung der leitenden Elemente notwendig ist, um jene zur Entwicklung zu bringen, was offenbar bei letzteren nicht der Fall zu sein braucht. Man könnte das Auftreten der Wurzeladventivknospen in etwa vergleichen mit der Blütenbildung. Nur müßte man statt einer relativen Materialarmut — wie Goebel sie als maßgebend für die Blütenbildung annimmt — eine Anreicherung von Nährstoffen verantwortlich machen.

Zusammenfassung.

Die vorliegenden Untersuchungen führten zu keiner Bestätigung der Loebschen Theorien.

Ein Einfluß der Schwerkraft auf die Entwicklung der Randknospen am abgetrennten Blatt konnte nicht festgestellt werden.

Die Zentrifugalkraft hat ebenfalls keinen wesentlichen Einfluß auf die Knospenentwicklung; bei Br. calyc. hat sie eine schädigende Wirkung.

Die gleichmäßige Zufuhr von Feuchtigkeit spielt bei der Entwicklung der Randknospen eine große Rolle.

Das Licht ist, wenn auch nicht unbedingt notwendig, so doch ein wesentlicher Faktor.

Alte Blätter zeigen häufig ein anderes Verhalten als junge. Blätter von Br. crenat. sowie calyc. zeigen Bewurzelungsvermögen ihrer Blattstiele. Eine gleichzeitige Adventivsproßbildung am Blattstiel wurde nur bei Br. calyc. erzielt.

Ein Stammstück übt keinen hemmenden Einfluß auf die Randknospenentwicklung aus, sofern ihm alle Reste des Achselknospenmeristems genommen sind.

Die Entwicklung der Randknospen am festsitzenden Blatt kann erzielt werden durch Aufheben der Verbindung mit den Sproß- oder Wurzelvegetationspunkten, sei es durch mechanische oder physiologische Unterbrechung der Leitungsbahnen, dauernd oder momentan.

Behandlung mit „Popoffschen“ Lösungen bewirkt kein anderes Resultat als Eintauchen in gewöhnliches Leitungswasser.

Das Austreiben der Randknospen bei Anwendung von Narkotika (Äther) ist auf eine Hemmung des Hauptvegetationspunktes zurückzuführen (Pseudostimulation).

Es besteht also eine Korrelation zwischen Sproß- bzw. Wurzelvegetationspunkten einerseits und Randknospen andererseits. Diese Korrelation besteht in dem Abtransport spezifischer Substanzen, deren Anhäufung Adventivsproßbildung bewirkt.

Ebenso beruht das Austreiben der Achselknospen auf einer Korrelation zu den übrigen Vegetationspunkten.

Die Polarität läßt sich nicht durch die Verschiedenheit der Sproß- bzw. Wurzelanlagen erklären.

Die Schwerkraft hat keinen Einfluß auf die Polarität.

Die Zentrifugalkraft wirkt nicht merklich auf basifugal zentrifugierte Sprosse, sie schädigt dagegen basipetal zentrifugierte.

Die Loebsche Theorie von der Wirksamkeit des auf- und absteigenden Saftes hat sich nicht als gültig erwiesen.

Die Entwicklung der Achselknospen ist auch möglich bei Entfernen der zentralen Gewebe (Mark plus Leitbündelring) des Sprosses.

Adventivwurzeln am Sproß von Br. können nicht in Rindenzellen gebildet werden, sie entstehen vielmehr im Kambium. Br. prolif. zeichnet sich durch das Vermögen Wurzeladventivsprosse zu bilden, aus.

Die Entstehung dieser Adventivsprosse ist als eine endogene zu bezeichnen, obwohl sie in den subepidermalen Rindenschichten gebildet werden.

Die Entwicklung der Wurzelsprosse erfolgt bei reichlicher Zufuhr von Nährstoffen, ohne daß eine Unterbrechung der Leitungsbahnen notwendig wäre.

Literatur.

Ancel, S., Sur un phénomene de pseudo-excitation déterminé par les rayons x sur les bourgeons dormants cotylédonaires de la Lentille. Bull. Soc. Bot. France 72, Ref. Bot. Centralbl. VIII, 3/5, 1925.

Benecke und Jost, Pflanzenphysiologie, I und II, 1923.

Berge, Beiträge zur Entwicklungsgesch. von Bryophyllum calycinum. Zürich 1879.

Beyerinck, Over hat ontstaan van knoppen en vortels uit bladen. Ned. Kruidk. Arch., 2. Ser., 3, 1882.

— Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Verh. d. Kön. Akad. Amsterdam, deel 25, 1886.

Braun, L., Regeneration of Bryophyllum calycinum. Bot. Gaz. 65, p. 191, 1918

Callum, W. B., Mac., Regeneration in plants. I. Bot. Gaz. 40, p. 97, 1905

— Regeneration in plants. II. Bot. Gaz. 40, p. 241, 1905.

Child und Bellamy, Physiological isolation by low temperature in Bryophyllum Bot. Gaz. 70, p. 249, 1920.

Czapek, F., Über die Leitungswege der organischen Baustoffe im Pflanzenkörper. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Mathemat.-Naturwissensch. Klasse 106, I, 1897.

Denney, F. E., Effect of Thiourea upon boud inhibition and apical dominance of potato. Bot. Gaz. 81, 1926.

Doposcheg-Uhlar, Studien zur Regeneration und Polarität der Pflanzen. Flora 102, 1911.

Dostál, Die Korrelationsbeziehungen zwischen dem Blatt und seiner Achselknospe. Ber. d. D. Bot. Ges. 27, 1909.

— Zur Theorie der Massenproportionalität bei der Regeneration. Ber. d. D. Bot. Ges. 44, Heft 10, 1923.

Figdor, W., Zur Kenntnis des Regenerationsvermögens von Crassula multicava Ber. d. D. Bot. Ges. 36, 1918.

— Über experimentell hervorgerufene ascidienförmige Blätter von Bryophyllum calycinum. Flora 18/19, 1925.

— Über das Restitutionsvermögen der Blätter von Bryophyllum calycinum. Planta, Bd. II, 1926.

Fitting, H., Ref. Bot. Zeit., S. 360, 1903.

Goebel, K. von, Organographie der Pflanzen. 1898—1901.

— Über Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Zentralbl. 22, S. 385, 1902.

— Morphologische und biologische Bemerkungen. Weitere Studien über Regeneration. Flora 92, S. 132, 1903.

— Morphologische Bemerkungen. Regeneration bei Utricularia. Flora 93, S. 98, 1904.

— Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora 95, S. 384, 1905.

— Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1908.

— Zu J. Loebs Untersuchungen über Regeneration bei Bryophyllum. Biol. Zentralbl. 36, S. 193, 1916.

Haberlandt, G., Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beitr. z. Allg. Botanik 2, Heft 1, 1921.

Hartsema, A. M., Over het ontstaan van sec. meristemen op de bladeren van Begonia Rex. 1924.

— Anatomische und experimentelle Untersuchungen über das Auftreten von Neubildungen an Blättern von Begonia Rex. Extrait du Recueil des travaux botaniques néerlandais. Vol. XXIII, 1926.

Herbst, J. Loeb: Überblick über sein Lebenswerk. Naturwissenschaften 1924, S. 40, 1924.

Johannsen, Das Ätherverfahren beim Fruchttreiben. Jena 1900.

Klebs, G., Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

— Über Probleme der Entwicklung. Biol. Zentralbl. 24, S. 613.

Küster, E., Beobachtungen über Regenerationserscheinungen an Pflanzen. Beiheft. z. Bot. Zentralbl. 14, S. 316, 1903.

— Beiträge zur Kenntnis der Wurzel- und Sproßbildung an Stecklingen. Jahrb. f. wiss. Botanik 40, S. 279, 1904.

— Über Regeneration und Polarität bei höheren Pflanzen. Bot. Zeit. 64, S. 101, 1906.

— Über meine Zentrifugenversuche an Weidenstecklingen. Bot. Zeit. 64, S. 354, 1906.

— Pathologische Pflanzenanatomie, 2, Aufl., 1916.

Lamprecht, W., Über die Kultur und Transplantation kleiner Blattstückchen. Beitr. z. allg. Bot. I, S. 353, 1918.

Lindemuth, H., Weitere Mitteilungen über regenerative Wurzel- und Sproßbildung auf Laubblättern. Gartenflora 52, S. 479 und 619, 1903.

— Über Größerwerden isolierter ausgewachsener Blätter nach ihrer Bewurzelung. Ber. d. D. Bot. Ges. 22, S. 171, 1904.

Loeb, J., Rules and mechanism of inhibition and correlation in the regeneration of Bryoph. calyc. Bot. Gaz. 60, p. 249, 1915.

— Further experiments on correlation of growth in Bryophyllum calyc. Bot. Gaz. 62, p. 293, 1916.

— Influence of the leaf upon root formation and geotropic curvature in the stem of Bryophyllum calyc. and possibility of a hormone theory of these processes. Bot. Gaz. 63, p. 25, 1917.

— Chemical basis of correlation I. Production of equal masses of shoots by equal masses of sister leaves in Bryoph. calyc. Bot. Gaz. 65, p. 150, 1918.

— Healthy and sick specimens of Bryophyllum calycinum. Bot. Gaz. 66, p. 69, 1918.

— The law controlling the quantity of regeneration in the stem of Bryophyllum calyc. Journ. Gen. Phys. 1, 81—96, 1918.

— The physiolog. basis of morpholog. polarity. Journ. Gen. Phys. I, 337—363, 1919.

— Desgl. II. Journ. Gen. Phys. I, 687—715, 1919.

— Quantitative laws in Regeneration. Journ. Gen. Phys. 2, 297—307, 1920.

— Regeneration from a physico-chemical view point. 1924.

Lundegårdh, H., Experimentelle Untersuchungen über die Wurzelbildung an oberirdischen Stammteilen von Coleus hybridus. Arch. f. Entw.-Mechanik 37, S. 509, 1913.

Mathuse, O., Über abnormales sekundäres Wachstum von Laubblättern, insbesondere von Blattstecklingen dikotyler Pflanzen. Beih. z. Bot. Zentralbl. 20, 1906.

Miehe, H., Das Archiplasma. Betrachtungen über die Organisation des Pflanzenkörpers. Jena 1926.

Molisch, H., Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Jena 1915.

Morgan, Th. H., Regeneration. 1907.

Neilson, Jones, W., Polarity Phenomena in Seakale Roots. Annals of Bot. 39, p. 359, 1925.

Nemec, B., Studien über Regeneration. Berlin 1905.

Paspaleff, Stimulationsversuche an Polygonum (Buchweizen). Zellstim. Forschg. 1, S. 149—169, 1924.

Popoff, M., Biologische Möglichkeiten zur Hebung des Ernteertrags. Biol. Zentralbl. 43, 1923.

— Über Zellstimulantien und ihre theoretische Begründung. Jahrb. d. Univers. Sofia 19, 1923.

— und Gleisberg, Stecklingsbewurzelung und Pfropfung nach Stimulation. Zellstim. Forschg. 1, S. 99—116, 1924.

— Zellstimulantien und ihre theoretische Begründung. Zellstim. Forschg. 1, S. 3 bis 38, 1924.

— Zell- und Saatgutstimulation und die Reiz- und Düngungsverfahren. Biol. Zentralbl. 44, 1924.

— Feldversuche mit Saatgutstimulation von Reis, Baumwolle und Tabak. Tropenpflanzer 27, S. 32—38, 1924.

— Ergebn. des Feldversuche 1922/23 mit stimulierten Samen. Zellstim. Forschg. I, S. 171—237, 1924.

— und Paspaleff, Das Verhalten von Pflanzen aus stimulierten Samen in der zweiten Generation. Zellstim. Forschg. I, 1925.

— Die Verlängerung der Wachstumsperiode der Pflanzen nach Samenstimulation. Zellstim. Forschg. I, 1925.

Reed, E., Hypothesis of formative stuffs as applied to Bryophyllum calyc. Bot. Gaz. 75, p. 113, 1923.

Reiche, H., Über Auslösungen von Zellteilungen durch Injektion von Gewebesäften und Zelltrümmern. Zeitschr. f. Bot. 16, Heft 5, S. 241, 1924.

Renich, M., Regeneration in Bryophyllum crenatum. Transaction of the Illinois State Acad. of Science, Vol. XVI, 1923.

Rzimann, G., Über Organbildung an Adventivknospen von Tolmiea Menziesii. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, Mathemat.-Naturwiss. Klasse I, Bd. 135, Heft 7/8, 1926.

Sachs, J., Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl., 1874.

— Stoff und Form der Pflanzenorgane I. Arb. d. Bot. Inst. Würzburg 2, S. 456. 1879.

— Dasselbe, II. Arb. d. Bot. Inst. Würzburg 2, S. 689, 1882.

Schubert, O., Bedingungen zur Stecklingsbildung und Pfropfung von Monocotylen. Zentralbl. f. Bakt.- u. Parasitenkd., 2. Abtlg., 1913.

Simon, S., Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 14, S. 103, 1904.

— Über die Beziehungen zwischen Stoffstauung und Neubildungsvorgänge an isolierten Blättern. Zeitschr. f. Bot. 12, S. 593, 1920.

Smith, E. F., Effect of Crown Gall Incolutions on Bryophyllum. Journ. Agric. Res. 21. Ref. Bot. Zentralbl., Bd. I, Heft 8, 1921.

Summers, F., The factors governing bud formation: a chapter of plant physiology. The New Phytologist 23, 1924.

Tieghem, Ph. van und Doliot, Recherches comparatives sur l'origine des membres engogènes dans les plantes vasculaires. Ann. Sc. natur. Sér. 7, 8, p. 1, 1888.

Voechting, H., Über Organbildung im Pflanzenreich. Bonn 1878.

de Vries, H., Über abnormale Entstehung sekundärer Gewebe. Jahrb. f. wiss. Bot. XXII, 1891.

Wakker, J. H., Onderzoekingen over adventieve knoppen. Diss. Amsterdam. 1885.

Wiesner, J., Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. Wien 1892.

Winkler, H., Über Regeneration der Blattspreite bei einigen Cyklamen-Arten. Ber. d. D. Bot. Ges. 20, S. 81, 1902.

— Über regenerative Sproßbildung auf den Blättern von Torenia asiatica L. Ber. d. D. Bot. Ges. 21, S. 96, 1903.

— Über regenerative Sproßbildung an den Ranken, Blättern und Internodien von Passiflora coerulea. Ber. d. D. Bot. Ges. 23, S. 45, 1904.

— Über korrel. Beziehungen zwischen Blatt und Achselknospen. Annal. du jardin de Buitenzorg, 2. Sér., Vol. V, p. 41, 1906.

— Entwicklungsmechanik oder Entwicklungsphysiologie der Pflanzen. Handb. d. Naturwissensch. 3, S. 634, 1912.

Notiz über die Sporenausstreuung bei Platycerium biforme Bl.

Von **W. Kupper.**

Mit 2 Abbildungen im Text.

Platycerium biforme Bl. (P. coronarium Desv.) ist in den europäischen botanischen Gärten äußerst selten zu sehen. Ein schönes Exemplar, das der Münchener Garten 1913 durch Dr. Doposcheg aus Penang erhielt und das sich seither gut entwickelt hat, ermöglichte mir, einige Beobachtungen zu machen, die mir erwähnenswert scheinen.

Platycerium biforme gehört bekanntlich zu den stattlichsten Arten dieser interessanten Gattung. Die steil aufstrebenden Mantelnischenblätter sind an unserer Pflanze 80 cm hoch und haben offensichtlich noch nicht

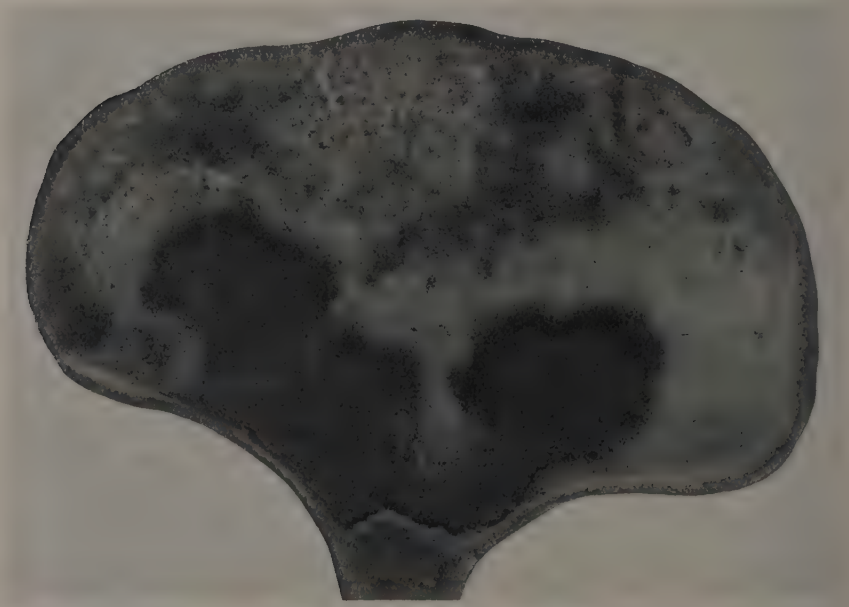


Fig. 1. Fertiler Wechselschnitt von unten. Von den dunklen Stellen nahe der Basis hat sich das Sporangienlager schon abgelöst.

die Maximalgröße erreicht. Die hängenden, vielfach gegabelten fertilen Wedel haben bis jetzt eine Länge von 175 cm, sollen aber in der Heimat der Pflanze bis 4 m lang werden. Während die Mantelnischenblätter am Rande nur tief gelappt sind, lösen sich die fertilen Wedel aus stielförmigem Grunde in lauter riemenförmige Teile auf. Dabei wird ein bei unserer Pflanze sich stets gleich bleibender Teilungsmodus befolgt: der Wedel zweigt zunächst abwechselnd nach den beiden Seiten drei Seitenlappen ab, von denen die ersten beiden unter wiederholter Gabelung sich fast fächerförmig ausbreiten und steril bleiben, während der dritte zum fertilen Lappen wird und sich nicht teilt. Der Hauptteil des Wedels aber streckt sich nun über dem fertilen Lappen sehr energisch und teilt sich durch mehrfache Gabelung in lang herabhängende, bandförmige Streifen. Die beiden nahe der Basis abgezweigten Seitenteile erreichen nur etwa 50 cm Länge. Der fertile Lappen verbreitert sich aus einem Stiel zu einer nierenförmigen, fast horizontal liegenden, etwas derbfleischigen und daher steifen Scheibe, auf deren Unterseite sich die Sporangien bilden. Diese bedecken die untere Fläche vollständig bis auf einen schmalen Rand. Bei keiner anderen Platycerium-Art finden wir einen solchen besonderen fertilen Lappen, ausgenommen das nahe verwandte P. Ridleyi Christ, bei dem aber der Rand desselben nach unten umgeschlagen ist und so die Unterseite schützt, während sie bei unserer Art ungeschützt ist. Sie bedarf auch eines besonderen Schutzes kaum, denn die Sporangien entwickeln sich unter einer außerordentlich dichten Haardecke. Betrachtet man diese von der Fläche, so sieht es aus, als ob sie aus lauter Sternhaaren zusammengesetzt sei, wie wir sie auch auf dem sterilen Rand sitzen sehen und wie sie ja überhaupt bei Platycerien allgemein vorkommen und besonders alle noch im Wachstum befindlichen Blattabschnitte bedecken. Untersuchen wir aber einen Querschnitt, so sehen wir, daß allerdings solche Sternhaare in Menge vorhanden sind, deren Stiel aber aus einer 3 mm langen Zellreihe besteht, während sonst die Sternhaare sehr kurz gestielt, faßt sitzend, zu sein pflegen. Zwischen den Sternhaaren sehen wir aber in noch viel größerer Zahl sprengwedelartig verzweigte Haare auf ebenso langen Stielen, deren kurze, etwas aufgetriebene und mit Zellsaft gefüllte Auszweigungen sich zu einer undurchdringlichen, filzartigen Decke zusammenfügen.

Zwischen dieser Filzschicht und der Blattfläche wachsen in dem etwa 3 mm hohen Zwischenraum ungeheure Mengen von kleinen Sporangien, teils auf schlanken Stielen bis zu oberst hinaufsteigend,

teils in allen Längenabstufungen den Raum füllend. Sie stehen so dicht gedrängt, daß die Stiele der Haare und der längeren Sporangien durch den Druck der Sporenkapsel hin- und hergebogen werden.

Bemerkenswert ist, daß die Sporangien nie mehr als zwei Tetraden, also acht Sporen enthalten. Das ist der einzige bis jetzt bekannte Fall mit so geringer Sporenzahl unter den Farnen.

Eigenartig ist nun die Art, wie hier die Sporen ausgestreut werden. Wenn die Reife der Sporangien eingetreten ist, so beginnt die Filzschicht sich an einem Punkte zu heben und zu lockern. Verursacht wird dieser Vorgang, wie mir scheint, dadurch, daß die reifen Sporenkapseln unter der Haardecke aufzureißen anfangen. Ihre Öffnung erfolgt mit großer Energie, und der Annulus krümmt sich so stark zurück, daß die beiden Sporangienhälften ganz auseinandergerissen werden und sich auch ein Stück weit vom Annulus loslösen, so daß sie sich zuletzt, voneinander abgerückt, an den beiden Enden des rückwärts gebogenen Annulus befinden. Eine Schleuderbewegung, d. h. ein ruckweises Zurückschnappen des Annulus findet nicht statt, und die Sporen bleiben denn auch in den beiden Kapselhälften eingeschlossen. Durch diesen energischen Öffnungsvorgang erfolgt eine Lockerung der dichtgepackten Masse und damit eine Volumvergrößerung. Ist an einer Stelle einmal der dichte Filz etwas gelockert, so greift das Aufreißen der Sporangien von hier aus um sich. Es wird gefördert durch den an der gelockerten Stelle einsetzenden Wasserverlust durch Verdunstung. Die erhebliche Volumvergrößerung der unter der Haardecke eingeschlossenen Sporangienmasse bewirkt eine Emporwölbung dieser Schicht und damit das Losreißen der Haare von der Blattepidermis. Mit den Haaren werden aber anscheinend auch die sämtlichen Sporangien emporgehoben, denn sie lösen sich ebenfalls von der Epidermis ab. Mit der fortschreitenden Austrocknung lockert sich nun die Schicht unter der Filzdecke zu einer watteartigen Masse. Die Haarschicht selbst kann der Dehnung nicht mit derselben Geschwindigkeit folgen, da die Pinselhaare zu dicht ineinander verfilzt sind. Es muß deshalb eine Aufkrümmung der losgelößten Masse erfolgen. So rollt sich denn, vom Ausgangspunkt allseitig gleichmäßig fortschreitend, die ganze aus Sporangien und Haaren bestehende Schicht langsam ab und es bleibt nur die nackte, braune

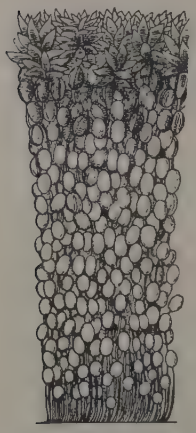


Fig. 2. Sporangienlager, bedeckt von Stern- und Pinselhaaren.

Blattunterseite übrig. Die sich ablösende Masse zerfällt, da sie rasch austrocknet, vom Rande her vollständig in ihre Bestandteile, und man sieht daher fortwährend einen feinen Regen von Sporangien niederrieseln. Diese sind bei ihrer geringen Größe und mit ihrem langen Stiel, der an der Basis aus einer einzigen Zellreihe besteht, im oberen Teil aber mehrreihig wird, vorzüglich dazu eingerichtet, vom Winde vertragen zu werden. Der Ablösungsvorgang der Sporangien dauert viele Stunden lang und die Menge der sich bei Windstille unter den Pflanzen in Haufen sammelnden Sporangien ist eine verblüffende. Jedes Sporangium enthält noch seine acht Sporen, und diese lassen sich bei aufgesammeltem Material auch durch Schütteln nicht herausbringen. Hier werden also die Sporen nicht einzeln dem Winde übergeben wie bei den andern Arten, sondern es werden die ganzen Sporangien samt ihrem Sporeninhalt in geöffnetem Zustand einzeln ausgestreut durch einen Vorgang, wie er bisher von keinem andern Farn bekannt war.

Über das Vorkommen von Kompaßpflanzen.

Ein Nachtrag zu meiner Arbeit über transversale Kompaßpflanzen.

Von **Otto Stocker.**

In meiner Arbeit über transversale Kompaßpflanzen, die ich in Band 20 dieser Zeitschrift veröffentlichte, wies ich auf die Möglichkeit hin, daß nach den Schilderungen R. Marloths im Kapland vielleicht Kompaßpflanzen in größerer Anzahl vorkommen. Da diese Frage von ökologischem und pflanzengeographischen Interesse ist, habe ich mich unterdessen mit Herrn Professor Dr. Marloth in Verbindung gesetzt und von ihm freundlicher Weise mit der Erlaubnis zur Publikation die folgende Aufklärung erhalten:

„Auf ihre Anfrage teile ich Ihnen mit, daß mir eigentliche Kompaßpflanzen in Südafrika nicht begegnet sind. Ich habe viel danach gesucht, aber in fast allen Fällen, wo Vertikalstellung vorkam, auch solche Zweige gefunden, die nicht die Meridianstellung hatten: selbst die von mir abgebildete Crassula falcata ist trotz frei belichtetem Standort nicht immer konsequent. Dagegen ist Vertikalstellung so häufig wie in meinem Buche angegeben; bei den Proteaceen z. B. haben die jungen Pflanzen fast immer diese Stellung. Es handelt sich dabei stets um Zwangsdrehung der Basis, augenscheinlich durch das Licht herbeigeführt. Dadurch entgehen die Blätter der Wirkung der vollen Mittagssonne und können doch die Beleuchtung zu anderen Tageszeiten voll ausnutzen."

Es ergibt sich also, daß echte Kompaßpflanzen tatsächlich eine sehr seltene Erscheinung darstellen, wogegen nicht nach der Himmelsrichtung orientierte Vertikalstellung überall — auch in der ägyptischen Wüste! — bei starker Sonnenstrahlung häufig vorkommt.

Archegoniatenstudien

Von **K. Goebel.**

18. (Mit K. Suessenguth). Selaginella sanguinolenta und die Symmetrieverhältnisse der Gattung Selaginella.

Mit 7 Abbildungen im Text.

Die große Mehrzahl der zahlreichen Selaginella-Arten zeichnet sich bekanntlich aus durch anisophylle, dorsiventrale in Einer Ebene verzweigter Sprosse. Nur die Blüten nehmen bei den meisten davon anscheinend radiäre Ausbildung an, indem sie vier Reihen in annähernd rechtwinklig gekreuzten Paaren stehende gleichgroße Blätter aufweisen. Selten erstreckt sich die Dorsiventralität auch auf die Blüten, die sonderbarsten davon sind die, welche eine — dem vegetativen Sproß gegenüber — inverse Dorsiventralität aufweisen[1]).

Unter den wenigen anscheinend isophyllen Formen erregte die in Ostsibirien und Nordchina wachsende S. sanguinolenta schon vor langen Jahren mein Interesse dadurch, daß sie neben isophyllen radiär aussehenden Sprossen auch gelegentlich anisophylle dorsiventrale entwickelt. Die beiderlei Sproßformen wurden nach Herbarexemplaren abgebildet[2]).

Mein Wunsch, die Pflanze lebend untersuchen zu können, ging aber — trotz mancherlei Versuchen sie zu erhalten — lange nicht in Erfüllung. Erst vor 2 Jahren (1925) erhielt ich durch die Freundlichkeit meines verehrten Freundes und früheren Schülers, des Direktors der meteorologischen Zentralstation in Irkutsk, Herrn Dr. Schostakowitsch schönes Material dieser interessanten Pflanze aus der Umgebung des Baikalsees, wo sie auf offenem, steinigem Boden wächst. Daß es sich, im Gegensatz zu den meist hygrophilen anisophyllen Selaginellen um einen ausgesprochenen Xerophyten handelt, zeigt schon die große Lebenszähigkeit der S. sanguinolenta. Die Pflanzen waren zum Teil über 2 Monate unterwegs und trocken verpackt. Trotzdem trieben, selbst

1) Vgl. darüber Archegoniatenstudien IX, Sporangien, Sporenverbreitung und Blütenbildung bei Selaginella, Flora 88 (1906).

2) Organographie, 2. Aufl., S. 243, Fig. 244 u. 245.

von den in einem Brief gesandten, die meisten in München wieder aus. Die bedeutende Formveränderung, die sie dabei zum Teil erfuhren, wird später zu schildern sein.

Die wildwachsende Pflanze ist ein kleiner[1]) Strauch mit etwas graugrünen angedrückten in vier Reihen stehenden Blättern, und (durch Membranfärbung) teilweise blutrot erscheinenden dünnen sehr zähen Sproßachsen. Der erstere Umstand veranlaßte Baker[2]) Selag. sangui nolenta zu den isophyllen Selaginellen zu stellen, mit denen sie aber in Wirklichkeit, wie schon Hieronymus erkannte, nichts zu tun hat.

Fig. 1. Selag. sanguinolenta, Trockenform. 4 ×.

Fig. 1 gibt den Habitus dieser normalen Form, sie mag als die Trockenform bezeichnet werden, wieder.

Ein Querschnitt durch die Sproßspitze (Fig. 2, I.) zeigt, daß die Blätter in annähernd rechtwinklig gekreuzten Blattpaaren angeordnet sind. Ihr, dem Palisadenparenchym entsprechendes Assimilationsgewebe liegt bei allen Blättern (wie in Fig. 2, I. durch Schraffierung angedeutet ist) auf der Außenseite, also der morphologischen Unterseite — bei den anisophyllen Selaginellen liegt es (wenn eine Arbeitsteilung im Mesophyll überhaupt vorhanden ist), bekanntlich

Fig. 2. Querschnitte (Assimilationsgewebe durch Schraffierung angedeutet): I. durch eine Sproßspitze der Trockenform; II. durch einen Sproß der Feuchtform; III. durch einen etiolierten Sproß von S. sanguinolenta.

1) Die größten untersuchten Exemplare erreichten etwa 10 cm Höhe über dem Boden, was aber wohl nicht das Maximum ist.

2) Baker, Fern Allies (1887).

nur bei den Oberblättern auf der Blattunterseite, bei den Unterblättern auf der Blattoberseite. In ihrem sonstigen, hier nicht näher zu schildernden Bau zeigen die Blätter deutlich xerophytische Ausbildung.

Die Sproßachse besitzt eine abgeflachte Stele mit zwei seitlichen Protoxylemgruppen, an welche sich die Blattspuren ansetzen. Auffallend ist namentlich, daß der Leitbündelkörper mit seiner Längsachse fast diagonal zu den vier Blattreihen gestellt ist (Fig. 3, III.). Er behält nämlich die Stellung bei, die er in den dorsiventral ausgebildeten Selaginellen aufweist, wo seine Längsachse rechtwinklig zur Richtung der Symmetrieebene steht (Fig. 3, I.). Diese Ausbildung der Stele steht (bei S. Martensii z. B.) in deutlicher Beziehung zur Gestalt des Vegetationspunktes, dessen Querschnitt nicht einem Kreise, sondern einer Ellipse gleicht. Die Gestaltung der Stele in den anscheinend radiären Sprossen ist meiner Ansicht nach ein Zeichen dafür, daß auch die anscheinend radiären isophyllen Sprosse von S. sanguinolenta eigentlich „kryptodorsiventral" sind. Das gab Veranlassung einerseits andere tetrastiche Arten wie z. B. Selaginella Preissiana, andererseits auch die tetrastichen Blüten anisophyller Selaginellen zu untersuchen — Literaturangaben darüber sind mir nicht bekannt geworden.

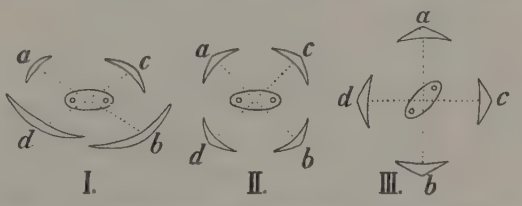


Fig. 3. Schematischer Querschnitt: I. durch einen anisophyllen dorsiventralen Selaginella-Sproß; II. durch eine isophylle Blüte (in der Mitte die Stele mit zwei Protoxylemgruppen; III. gegen II. um 45° gedreht.

Das Untersuchungsergebnis war ein ganz einheitliches. In allen Fällen zeigte sich, sowohl in den tetrastich beblätterten Sproßachsen von S. Preissiana als in den tetrastichen Blüten von allen daraufhin untersuchten anisophyllen Selaginellen (S. grandis, Martensii u. a.), daß die Stele „schief" stand, d. h. wenn man wie in dem Schema Fig. 3, III. die sich kreuzenden Blattpaare vertikal und horizontal stellt. Es ist klar, daß aus diesem Stellungsverhältnis, das in Fig. 3, I. angedeutete, dadurch sich ableiten ließe, daß statt der vier rechten Winkel, unter denen sich die Medianebenen der zweizähligen Quirle schneiden oben wie unten je ein stumpfer, seitlich zwei spitze Winkel entstehen, die aber oben und unten verschieden sind. Das wäre bei den Blüten ganz unverständlich, wenn man nicht berücksichtigt, daß die Stele einfach ihre in der vegetativen Region sichtbaren Eigenschaften beibehält,

während die Blattstellung, Blattgestalt und die Größenverhältnisse der Blätter sich ändern. Daß auch für die tetrastichen Vegetationsorgane dasselbe gilt, wird weiterhin gezeigt werden.

Die Tatsache, daß die Achse der tetrastichen Blüten von Selaginella nicht radiär ist[1]), wird auch durch die Untersuchung des Vegetationspunktes bestätigt. Dieser ist nicht radiär. Sein Querschnitt zeigt nämlich nicht Kreis- sondern Ellipsenform, die Stele steht in der Längsachse der Ellipse. Beim vegetativen Sproß ist nur das Verhältnis des Längsdurchmessers der Ellipse zum Querdurchmesser ein anderes als beim fertilen, aber in der Abflachung stimmen beide überein (vgl. Fig. 3, II. und 3, III.). Die Stellung der Blattpaare an der Blüten-

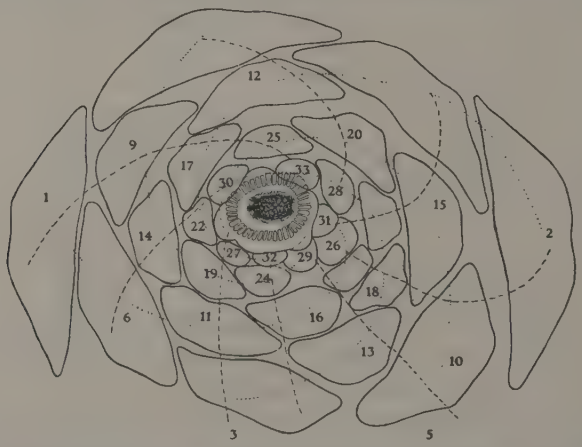


Fig. 4. S. Underwoodii. Querschnitt durch eine Sproßknospe. 83 mal. vergr.

achse war bei den untersuchten Arten nur eine annähernd gekreuzte, auch darin spricht es sich aus, daß die Blüten nicht radiär sondern krypto-dorsiventral sind.

Bei den spiralig beblätterten Selaginellen lassen sich zwei Typen unterscheiden.

Die einen haben eine bilaterale Stele. Dahin gehört z. B. die rupestris-Gruppe, S. oregana und wohl auch die anderen so beblätterten Formen mit Ausnahme von S. spinulosa. In Fig. 4 ist ein Querschnitt des Sprosses von S. Underwoodii abgebildet, der einerseits die radiäre Blattanordnung, andererseits die bilaterale Stele erkennen läßt. Ob die Zusammensetzung der beiden Protoxylemgruppen aus mehreren Teilen

1) Wie z. B. G. Mitchell annahm (Contribution towards a knowledge of the anatomy of the Genus Selaginella. Ann. of botany, Vol. XXIV, 1910, p. 31.

eine ursprüngliche oder eine auf dem Eintritt von Blattspuren beruhende ist, kann für unsere Fragestellung nicht weiter in Betracht kommen. Die bilaterale Stele läßt es uns verständlich erscheinen, daß die Sprosse dieser Selaginellen trotz ihrer radiären Beblätterung in Einer Ebene verzweigt sind — diese geht durch die beiden Protoxylemgruppen der dorsiventralen Stele! Daß diese ihrerseits in ihrer Symmetrie durch die innere Symmetrie des Vegetationspunktes bedingt ist, braucht kaum hervorgehoben zu werden. Wir finden also bei diesen Arten dieselbe Verschiedenheit von äußerer und innerer Symmetrie wie bei den tetrastichen isophyllen und den diesen entsprechend ausgebildeten Blüten.

Eine Sonderstellung in vielen Beziehungen nimmt S. spinulosa ein, wie Bruchmann gezeigt hat[1]).

Was den anatomischen Aufbau betrifft, so weichen seine Angaben mehrfach ab von denen von Gibson[2]). Nach Bruchmann (a. a. O. S. 6) besitzt S. spinulosa zwei typische Leitbündelformen: 1. Ein Leitbündel mit monarchem Xylem (wie es auch im Hypokotyl aller daraufhin untersuchten anderen Selaginella-Arten sich findet) in allen vegetativen Astteilen, in denen noch keine Verzweigung angelegt ist, sowie auch im Grunde der Äste, 2. ein polyarches in dem ausgebildeten Teil der Blüte (in deren Stiel sich Übergangsformen finden). Dagegen ist Gibson der Meinung, die Stele habe auch im vegetativen Teil der Pflanzen mehrere Protoxylemgruppen, die erst nach unten hin verschmelzen.

Der Gegensatz beider Auffassungen ist wohl mehr ein scheinbarer als ein wirklicher. Es kommt wohl darauf an, welchen Teil der fertilen Sprosse man als Stiel zur „Ähre" zieht. Doch scheint mir richtig, mit de Bary und Gibson anzunehmen, daß auch die vegetativen Sprosse in ihrem oberen Teil polyarch sind. Die Verzweigung aber geht wahrscheinlich in einem früheren Stadium vor sich, so lange die Sprosse noch Eine Stele haben.

Die mit Einem annähernd zentralen Protoxylem versehene Stele ist aber meiner Ansicht nach nicht radiär, sondern — wie ihre Entwicklung zeigt, einseitig entwickelt. Das Protoxylem liegt zwar zentral, aber das Metaxylem umfaßt dieses bogenförmig. Damit hängt meiner Ansicht nach die Verzweigung in Einer Ebene (offenbar vielfach einseitig) zusammen.

S. spinulosa ist die einzige mir bekannte Selaginella-Art, die auch dem inneren Bau nach radiäre Blüten besitzt. Wenn aber Bruchmann

1) H. Bruchmann, Untersuchungen über S. spinulosa A. Br. Gotha 1897.

2) R. J. Harvey Gibson, Contribution towards a knowledge of the anatomy of the Genus Selaginella Spr. Ann. of botany, Vol. VIII (1894).

(a. a. O. S. 7) die Ansicht ausspricht, „es liege nahe, das polyarche Leitbündel der Äste als eine Verschmelzung vieler monarcher Bündel zu einem Bündelkomplexe aufzufassen und somit die Äste dieser Pflanze als eine Summe verschmolzener Äste", so kann ich mich dem in keiner Weise anschließen. Vielmehr sehen wir hier diese polyarche Stele aus der monarchen hervorgehen, — ebenso wie bei den anisophyllen Arten die monarche Stele des Hypokotyls bei der ersten Gabelung in die Diarche der Gabeläste übergeht. Es liegt kein Grund vor, die anatomische Änderung zum Ausgangspunkte einer morphologischen Deutung zu machen.

Fig. 5. S. sanguinolenta. Feuchtform. 4 mal. vergr.

Somit ergibt sich, daß die bei S. sanguinolenta beobachteten Bauverhältnisse keineswegs vereinzelt stehen — sie führten uns zugleich zu einer von der bisherigen Auffassung abweichenden Auffassung der Symmetrieverhältnisse von Selaginella.

Kehren wir zur Besprechung der Trockenformen der S. sanguinolenta zurück.

Die fertige Sproßachse zeigt die xerophytische Ausbildung namentlich durch den Besitz eines harten verholzten Sklerenchymmantels, darunter befindet sich ein Ring von Zellen mit dünnen unverholzten Wänden, die allmählich in das chlorophyllhaltige interzellularraumreiche Gewebe übergehen. Trabeculae, wie sie sich im Grundgewebe anderer Selaginella-Arten finden, sind bei der Trockenform nicht ausgebildet.

Ebenso fehlen auch die Wurzelträger im oberirdischen Teile der Pflanze. Kultiviert man S. sanguinolenta warm und feucht, z. B. in einem feucht gehaltenen Gewächshaus, dessen Minimaltemperatur etwa 20° beträgt, so nehmen die Sprosse, und zwar die ganzen, nicht etwa nur einzelne Seitenäste, ein ganz anderes Aussehen an. Sie werden flach und anisophyll, wie aus der Fig. 5 hervorgeht.

Die Änderung, welche gegenüber der Trockenform eingetreten ist, ist eine mehrfache.

1. Es tritt statt einer fast rechtwinkligen eine stark schiefe Kreuzung der Blattpaare ein (Fig. 2, II.) und die Ausbildung wird eine dorsiventrale, und zwar so, daß die Symmetrieebene die Stele halbiert (Fig. 3, I.). Es sind also „Unterblätter" und

„Oberblätter" vorhanden, die Unterblätter kehren ihre Oberseite dem Lichte zu, die Oberblätter die Unterseite.

2. Die dem Lichte zugekehrten Blätter bleiben kleiner als die auf den Flanken stehenden (vgl. Fig. 6).
3. Die Blätter, besonders die Unterblätter werden asymmetrisch.
4. Sie erhalten einen anderen anatomischen Bau.
5. Ebenso ist der Bau der Sproßachse von dem der Trockenform verschieden.

Dazu sei folgendes bemerkt:

Die Größenverschiedenheit der Blätter (Fig. 6) ist keine so bedeutende wie man nach dem Habitus der Feuchtform vermuten könnte. Sie schwankt, wie denn überhaupt die dorsiventrale Ausbildung, wie unten noch zu erwähnen sein wird, in verschiedenem Grade auftritt. Es sei auf Fig. 5 u. 6 verwiesen, aus welcher die Anisophyllie ohne weiteres hervorgeht, ebenso wie die Asymmetrie, die bei den Unterblättern viel stärker ist als bei den Oberblättern.

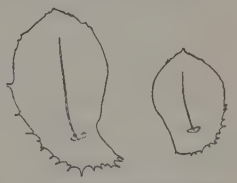


Fig. 6. S. sanguinolenta. Zwei Blätter der Feuchtform. Links eines der Unter-, rechts eines der Oberseite. (Stärker vergrößert als Fig. 5.)

Die Änderung des anatomischen Baues bezieht sich hauptsächlich auf die Lage des Assimilationsparenchyms und der Spaltöffnungen.

Bei der Trockenform liegt das Palissadenparemchym, wie erwähnt, bei allen Blättern auf der Unterseite, welche die Außenseite darstellt, wie das ja bei Pflanzen mit der Sproßachse anliegenden Blättern die Regel ist [1]).

Bei den Feuchtformen ist Palissadenparenchym nur bei den Oberblättern auf der dem Lichte zugekehrten Unterseite ausgebildet, bei den Unterblättern befindet es sich, entsprechend ihrer ausgebreiteten Lage auf der Oberseite.

Die Verteilung der Spaltöffnungen ist im allgemeinen der des Palissadenparenchyms entgegengesetzt, d. h. also bei der typischen Trockenform stehen sie nur auf der adaxialen Seite der Blätter, bei der typischen Feuchtform bei den Oberblättern auf der adaxialen, bei den Unterblättern auf der abaxialen (Fig. 2, I, II). Aber es gibt auch hier Übergangsformen, z. B. Unterblätter der Feuchtform, die auf der Oberseite vereinzelte Spaltöffnungen aufweisen usw. Im Stämmchen der Feuchtform beschränkte sich die Ausbildung von Zellen mit starker Wandverdickung (und Braunfärbung mit Chlorzinkjod) auf wenige

1) Goebel Organographie, 2. Aufl., S. 497.

äußere Zellschichten. Die darauffolgenden sind mit verhältnismäßig dünnen, Zellulosereaktion zeigenden Wänden ausgerüstet. Im Zentrum befanden sich außerhalb der Stele chlorophyllhaltige Zellen, mit verhältnismäßig großen Interzellularräumen. Zur Ausbildung gut entwickelter „Trabeculae" in diesem Gewebe kam es aber auch hier nicht.

Wenn die Feuchtform Blüten bildet, so entsteht zunächst ein isophyller Sproßteil, an dessen Ende dann die Blüte sich bildet, die durch größere Blätter von dem darunterliegenden stielartigen Teile sich abhebt.

Die dorsiventrale Ausbildung findet in verschiedenem Grade statt. In den ersten Anfängen tritt sie nur durch eine dunkler grüngefärbte Sproßoberseite hervor. Die am meisten dorsiventral entwickelten Feuchtpflanzen aber weichen von den Trockenpflanzen so sehr ab, daß man sie ohne Kenntnis des Zusammenhanges wohl unbedenklich als besondere Art betrachten würde. Indes zeigen auch die Feuchtformen noch Verschiedenheiten von den stark hygrophilen Selaginella-Arten. So, abgesehen von anatomischen Verhältnissen (Dicke der Außenwand usw.), auf welche ich nicht näher eingehen möchte, den Mangel an Wurzelträgern an den oberirdischen Sprossen.

Wurzelträger finden sich zwar auch bei isophyllen, mehr xerophytisch ausgebildeten Formen, wie der S. rupestris (s. l.), bei der sie offenbar auch in Trockenzeiten nicht leicht vertrocknen. Aber sie treten an Menge und Bedeutung doch zurück gegenüber den bei hygrophilen Selaginellen vorhandenen. Auch diese können oberirdische Sprosse bilden ohne Wurzelträger. Aber wie für S. pulcherrina früher [1]) gezeigt wurde, kann man durch geeignete Kulturmethoden auch bei ihnen die Ausbildung von Wurzelträgern hervorrufen. Bei S. sanguinolenta dagegen gelang dies bis jetzt nicht, auch nicht an Sproßstücken der Feuchtform, welche auf feuchtem Torf kultiviert wurden. Dementsprechend war es (da auch keine Wurzelbildungen der Sproßachse auftritt) auch nicht möglich, die Pflanze durch Stecklinge zu vermehren, was bei den mit Wurzelträgern ausgerüsteten Arten bekanntlich sehr leicht geht. Ob bei lange fortgesetzter Feuchtkultur nicht doch schließlich noch Wurzelträger auftreten, muß abgewartet werden, — es scheint mir aber nicht gerade wahrscheinlich, da wenigstens unter den im hiesigen Garten gebotenen Verhältnissen S. sanguinolenta auch nach zweijähriger Feuchtkultur noch keine Wurzelträger aufwies.

---

1) Goebel, Die Knollen der Dioscoraceen und die Wurzelträger der Selaginellen. Flora 1905, S. 202.

Um den Einfluß des Lichtes auf die dorsiventrale Ausbildung zu untersuchen, wurden an einer im Warmhaus ausgesprochen dorsiventral gewundener Pflanze drei Sprosse in verdunkelte Glasröhren eingeführt, so daß kein Licht zutreten konnte. Zwei davon gingen — vielleicht durch zu große Feuchtigkeit — zugrunde. Der dritte hatte, als er nach einigen Monaten freigelegt wurde, einen 2,6 cm langen etiolierten, chlorophyllosen Trieb entwickelt.

Die Blätter waren erheblich kleiner als bei den Lichtsprossen; aber alle gleich groß und in vier Längsreihen angeordnet (Fig. 7, Fig. 2, III.). Die anatomische Untersuchung ergab:

Stele: 2 Protoxylemgruppen. Stomata nur auf den Blattoberseiten (adaxial). Zellen, die den assimilierenden entsprechen abaxial sehr dürftig ausgebildet. Blattstellung: fast rechtwinklige Kreuzung der Blattpaare.

Fig. 7. S. sanguinolenta. Isophyller Dunkelsproß aus einem anisophyllen Lichtsproß hervorgegangen.

Aus diesem Versuch geht hervor, daß die dorsiventrale Ausbildung nur unter Einwirkung des Lichtes stattfindet, von dessen Einwirkung nicht nur die Anisophyllie, sondern auch die Verschiebung der Blätter in Schiefstellung und die Ausbildung des Assimilationsgewebes abhängt. Aber diese Lichtwirkung tritt nur ein, wenn S. sanguinolenta warm und feucht kultiviert wird. An trockenen Standorten wird trotz der Belichtung die Ausbildung der Anisophyllie gehemmt. Vermutlich kommt es auf den relativen Gehalt an Wasser (und wohl auch an Aschenbestandteilen) und Trockensubstanz an. Ist der erstere verhältnismäßig gering, so bleibt die Pflanze annähernd isophyll und zeigt vierzeilige Blattanordnung. Ist er verhältnismäßig groß, so tritt unter der Einwirkung des Lichtes Anisophyllie auf. Da mir isophylle lebende Pflanzen nur in geringer Menge zur Verfügung standen, konnte die Frage nicht unmittelbar entschieden werden.

Das angeführte Ergebnis scheint mir aus mehr als Einem Grunde von Bedeutung.

Der Verfasser hat früher[1]) für thallose Lebermoose, die einen Stiel und eine (verzweigte) Zellfläche haben, nachgewiesen, daß die Entwicklung einer Zellfläche vom Lichte abhängig ist, und angenommen, daß die Stielbildung deshalb erfolgt, weil in einem bestimmten Entwicklungsstadium die Pflanze für die Lichteinwirkung unempfindlich,

1) Archegoniatenstudien. Flora 100 (1906), S. 171.

sozusagen blind ist — eine Annahme, die bei einem Kritiker eine sehr ungünstige Beurteilung erfuhr!

S. sanguinolenta zeigt aber, daß solche Fälle tatsächlich vorkommen. Die Pflanzen trockener Standorte sind tatsächlich der gestaltenden Einwirkung des Lichtes entzogen bzw. sie sind nicht in der Lage, darauf durch Ausbildung dorsiventraler Sprosse zu antworten. Die Abhängigkeit der Dorsiventralität der Selaginellen vom Licht ist bei anderen Selaginellen bis jetzt nur für S. „caracensis" nachgewiesen. Es konnte früher[1]) gezeigt werden, daß die aus den Knöllchen von S. caracensis entwickelten Laubsprosse im Finstern isophyll bleiben, die am Lichte gezogenen anisophyll werden. Auch wurde darauf hingewiesen, daß eine starke Anhäufung organischer Substanzen, wie wir sie bei Brutknöllchen und Gallensprossen (S. pentagona!) antreffen, trotz der Belichtung Isophyllie bedingt. Diese Tatsachen stimmen also mit dem bei S. sanguinolenta beobachteten überein, wie auch die Basalteile kräftiger, sonst anisophyller Selaginella-Sprosse sich der Isophyllie nähern können.

Andere Selaginella-Arten sind nicht so plastisch wie S. sanguinolenta. Mit dieser Auffassung stimmt ferner überein, daß auch andere an offenen stark beleuchteten Standorten wachsende Selaginella-Arten wie S. Preissiana isophyll sind — ebenso wie die Blüten und die früher beschriebenen, kurzbleibenden, an Stelle der Wurzelträger auftretenden Sprosse von S. grandis. Für die letzteren wurde nachgewiesen, daß sie unter bestimmten Bedingungen in anisophylle Sprosse übergehen können — der Lichteinfluß wurde nicht untersucht.

Aber die meisten Selaginella-Arten sind nicht so plastisch wie S. sanguinolenta.

Wenn Hofmeister[2]) durch Etiolierung (bei S. hortensis), Pfeffer durch Beleuchtung von unten eine Verminderung der Anisophyllie erzielten, so will das wohl nicht allzuviel sagen. Denn wahrscheinlich handelt es sich in beiden Fällen um eine durch ungünstige äußere Bedingungen herbeigeführte allgemeine Verminderung der Blattgröße, welche die größeren Blätter stärker betrifft als die kleineren, nicht aber um eine Änderung der Dorsiventralität.

Es liegt nahe anzunehmen, daß diese auch bei den Selaginella-Arten, bei denen sie jetzt „inhärent" erscheint, ursprünglich unter der Einwirkung des Lichtes entstand, nur daß diese durch — nicht näher

1) Goebel, Über die Abhängigkeit der Dorsiventralität vom Lichte bei einer Selaginella-Art. Flora 108 (1916).

2) W. Hofmeister, Allgem. Morphologie der Gewächse, S. 626.

bekannte — innere Eigenschaften eine von der Belichtung unabhängige wurde. Diese Annahme kann durch die oben angeführten Beobachtungen zwar einigermaßen gestützt, aber selbstverständlich nicht bewiesen werden. Sie würde aber insofern eine Übereinstimmung mit dem für S. sanguinolenta beobachteten ergeben, als auch bei anderen anisophyllen Selaginellen, wenn die Sporangienbildung beginnt — die sicher mit einer Anhäufung organischen Baumaterials verbunden ist — eine Änderung der Blattstellung und Blattgestaltung eintritt. — Die „Blüten" sind ja bei der großen Mehrzahl der Arten isophyll, mit (annähernd) rechtwinklig gekreuzten Blattpaaren. Das entspricht dem Verhalten, welches bei S. sanguinolenta nach der obigen Darstellung die vegetativen Sprosse bei ihrem „xerophilen" Zustand zeigen, in welchem sie im wesentlichen dieselbe Blattgestaltung zeigen, wie sie auch den „Blüten" zukommt.

Wir sahen oben, daß tatsächlich auch die Blüten in ihrem anatomischen Bau noch ihre Abkunft von einer dorsiventralen Sproßachse erkennen lassen. Damit wäre der Fall von S. sanguinolenta in Übereinstimmung mit Vorgängen, die bei vielen Selaginellen stattfinden, gebracht.

Gewöhnlich nimmt man an, daß, wenn das Licht die dorsiventrale Ausbildung bestimmt, das durch einseitige Beleuchtung erfolge[1]). Das trifft gewiß vielfach, aber nicht immer zu. Namentlich für Selaginella meiner Ansicht nach nicht. Das wurde früher schon für S. caracana (1916) betont, die auch bei allseitiger Beleuchtung auf dem Klinostaten dorsiventral wird[2]). Dasselbe gilt, wie ich nicht bezweifle, auch für S. sanguinolenta. Allerdings handelt es sich dabei, wie wir sehen, nicht um ein ganz radiär gebautes Organ, das zu einem dorsiventralen wird, sondern die Ausbildung der Dorsiventralität ist schon durch den Bau der Stele gegeben. Das Licht entscheidet also nur über das Auftreten der Anisophyllie und Dorsiventralität, bestimmt aber nicht deren Richtung.

Es wäre möglich, daß der Vegetationspunkt eines isophyllen, bei Lichtabschluß ausgebildeten Selaginella-Sprosses, entsprechend der Gestalt der Stele, eigentlich wie ein Marchantia- oder Lunulariabrutkörper, zwei Flächen besitzt, von denen jede zur Oberseite werden kann, wenn sie, die dem Licht zugekehrte ist. Oder der Vegetationspunkt ist von vornherein dorsiventral, nicht bilateral. Wie oben gezeigt, kommen dieselben Bau-

1) Vgl. z. B. Jost, in Benecke und Jost: Pflanzenphysiologie II, S. 57.

2) Man könnte natürlich annehmen, daß die „Präsentationszeit" für die Ausbildung der Dorsiventralität zu kurz sei und deshalb der Klinostatusversuch nichts beweist. Gewiß wäre eine eingehende Untersuchung wünschenswert.

und Gestaltungsverhältnisse, wie sie die Trockenform von S. sanguinolenta aufweist, auch bei den Blüten der anisophyllen Selaginellen vor. Die angeregte Frage ließ sich also auch an diesen prüfen.

Daß eine Vergrünung der Blüten, d. h. eine vegetative Weiterentwicklung teils spontan eintritt, teils künstlich hervorgerufen werden kann, ist lange bekannt[1]). Es tritt dann die Anisophyllie wieder auf. Das ist jetzt verständlich, weil, wie wir sahen, die Blüte in ihrem anatomischen Bau nicht radiär ausgebildet wird, sondern die Dorsiventralität bzw. Bilateralität beibehält. Wird die Sporangienbildung gestört, so tritt die vorher latente Symmetrie wieder auf. Daß eine Verkümmerung der Sporangien eintritt, wurde für S. Lyallii 1880 festgestellt und für andere Arten von Behrens bestätigt. Es war näher festzustellen, ob die dorsiventrale Ausbildung der aus den Blüten sich entwickelnden Sprosse eine autonome oder eine durch das Licht bedingte ist. Ist ersteres der Fall, so werden wir annehmen dürfen, daß der Bau der Blütenachse tatsächlich ein dorsiventraler ist, und daß diese Dorsiventralität nur — infolge der von denen der vegetativen Sprosse abweichenden Innenbedingungen der Blüten — äußerlich verdeckt ist.

Zu diesem Zwecke wurden Sproßenden mit Blüten teils normal (Oberblätter des abgeschnittenen Sproßendes nach oben) teils verkehrt auf feuchten Torf gelegt, uud die Kulturen teils belichtet, teils verdunkelt.

Pfeffer[2]) war für Selaginella der Ansicht, daß das „Urmeristem der determinierenden Wirkung des neugeschaffenen charakteristischen Komplexes unterworfen“ sei. Falls diese fortwirkende Induktion nicht auf weitere Distanz wirksam sei, könne ihr Einfluß durch die Einschaltung eines nicht dorsiventralen Stückes eliminiert werden. Das geschehe vermutlich bei Selaginella durch die Bildung des Sporangienstandes. Wenn man diese verwickelte Ausdrucksweise[3]) in eine einfachere übersetzt, so geht Pfeffers Meinung offenbar dahin, daß der Vegetationspunkt von Selaginella selbst nicht dorsiventral sei, sondern nur unter dem Einfluß der dorsiventral induzierten älteren Teile zu

1) Vgl. Goebel, Beitr. zur Morph. und Physiol. des Blattes. Bot. Zeitung 1880, S. 811 ff.; Behrens, Regeneration bei Selaginella. Flora 84 (1897), Abbildung bei Goebel, Einl. in die experimentelle Morphologie (1908), Fig. 49, S. 115.

2) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 2. Aufl., II, S. 185.

3) Welche das Studium des berühmten Pfefferschen Werkes so sehr erschwert.

einer weiteren dorsiventralen Organbildung veranlaßt wird. Demgemäß würde bei Fortfall dieser Induktion eine andere durch das Licht eintreten können.

Wenn der Sporangienstand also zu einem Laubsproß weiter wachse, so „werde die fernerhin inhärente[1]) Dorsiventralität vermutlich durch einseitige Beleuchtung induziert". Dabei ist verkannt, daß, wie oben nachgewiesen, auch die Sporangienstände ihrem inneren Bau nach nicht wirklich radiär sind, sondern dorsiventral bleiben. Der Vegetationspunkt ist nicht „determiniert" durch den „neugeschaffenen Komplex", sondern er determiniert, sobald die mit der Sporangienbildung einsetzende äußerliche Änderung aufhört die Art der Blattbildung aufs Neue. Die Pfeffersche Auffassung ist jedenfalls eine unhaltbare.

Abgeschnittene Blüten von S. pulcherrima mit einem Stück des anisophyllen Sprosses wurden am 4. April auf mit 0,5 ‰ iger Knopscher Nährlösung getränkte Torfstücke gelegt. Am 28. Juni hatten alle ausgetrieben. Es waren zunächst fast isophylle Sprosse mit verhältnismäßig kleinen Blättern entstanden. Ob das der recht schwachen Beleuchtung, bei der die Kulturen gehalten wurden oder einer Induktion, welche die Blattanlagen noch durch die Blütenbildung erfahren hatten, zuzuschreiben ist, muß — da keine vergleichenden Versuche bei verschiedener Lichtintensität angestellt wurden, dahingestellt bleiben[2]). Jedenfalls aber zeigte sich, nachdem die aus den Blüten entstandenen vegetativen Sprosse etwas herangewachsen waren, daß sie dorsiventral und anisophyll wurden, und zwar so, daß die Dorsiventralität der alten Pflanze fortgesetzt wurde — gleichgültig ob die Unterseite oder die Oberseite beim Auslegen nach oben gekehrt war. Mit anderen Worten, die auswachsenden Blüten verhalten sich so, als ob der anisophylle Sproß selbst ohne Zwischenschaltung einer Blüte sich weiter entwickelt hätte. Das entspricht auch der früher[3]) gegebenen Abbildung von S. lepidophylla. Es kann also

---

1) Wie so die Dorsiventralität auch hiernach „inhärent" sein soll, obwohl sie „vermutlich durch einseitige Beleuchtung induziert wird", ist mir nicht ganz klar geworden. Vermutlich ist gemeint, daß, wenn die Dorsiventralität einmal induziert sei, sie dann wieder eine bleibende sei.

2) Ins Finstere gestellte Kulturen abgeschnittener Blüten von S.-Watsoniana entwickelten sich überhaupt nicht weiter, sondern gingen zugrunde. Auch bei den an der Pflanze selbst verfinsterten Blüten verschiedener Selaginella-Arten erhielt ich dasselbe Ergebnis. Die am Lichte kultivierten Blütenstecklinge von S.-Watsoniana zeigten dasselbe Verhalten wie die von S. pulcherrima. Nur dauerte es länger bis die Blüten vegetativ auswuchsen und es traten nicht so viele annähernd gleich große Blätter auf.

3) Einleitung in die experimentelle Morphologie. S. 115, Fig. 49.

die Dorsiventralität entgegen der Annahme Pfeffers auch bei diesen Sprossen nicht durch verschiedene Lage zum Licht umgekehrt werden. Es kommt nur die alte wieder zum Vorschein: das bestätigt durchaus den oben geführten Nachweis, daß auch die scheinbar radiären tetrastichen Blüten von Selaginella doch nur kryptodorsiventral sind. Die umgekehrt mit den größeren Blättern des sterilen Sprosses nach oben ausgelegten Blüten bilden also vegetative Sprosse, welche die normale Lage zum Licht erst durch Überkrümmung erreichen können. Daß durch — uns unbekannte — innere Einflüsse die Anisophyllie bei einer Anzahl Selaginellen umgekehrt werden kann, zeigen ja die inversen Blüten. Aber auch diese inverse Ausbildung wird nicht durch das Licht induziert, der Sproß behält ja dabei seine frühere Lage zum Lichte bei. Es sind vielmehr innere, mit der Sporangienbildung verknüpfte Vorgänge, um die es sich handelt.

Der Nachweis, daß die Sproßachse auch der scheinbar radiären Selaginella-Blüten dorsiventral bleibt, macht auch das Auftreten der invers dorsiventralen Blüten verständlicher.

Es wurde früher[1]) festgestellt, daß die invers dorsiventralen Blüten von S. sulcata bei der Vergrünung ihre ursprüngliche, d. h. die in den Vegetationsorganen vorhandene Dorsiventralität wieder annehmen, nicht also etwa die inverse beibehalten. Ebenso wie bei den mit tetrastichen Blüten versehenen Selaginellen, wie oben gezeigt wurde, der Vegetationspunkt innerlich dorsiventral (bzw. bilateral bleibt) und nur äußerlich radiär umgestimmt wird, behalten auch die mit invers dorsiventralen Blüten ausgestatteten Selaginellen ihre Dorsiventralität bei und sind nur vorübergehend invers dorsiventral beeinflußt. Diese Beeinflussung hört auf, wenn die Sporangienbildung fortfällt, wie das bei Blütenstecklingen der Fall ist.

Einen weiteren Beweis für die Abhängigkeit der Anisophyllie von dem inneren Aufbau der Sproßachse bietet das Verhalten der Wurzelträger. R. Fries[2]) hat darauf aufmerksam gemacht, daß die Sprosse, in welche die Wurzelträger von S. Martensii nach der Entfernung der Sproßspitzen auswachsen, eine bestimmte, von äußeren Faktoren unabhängige Orientierung haben (vgl. das Schema

1) Goebel, Sporangien, Sporenverbreitung und Bütenbildung bei Selaginella. Flora 98, S. 221.

2) R. E. Fries, Ett bidrag till Kennedomen om Selaginella-Rotbärarna. Svensk botanisk tidskrift 1911, Bd. 5, S. 252. Übrigens hat schon Pfeffer (Die Entwicklung des Keimes der Gattung Selaginella, in Hanstein, Bot. Abh. 1, S. 70 (1811) das Verhalten ebenso geschildert.

Fig. 8). Er nimmt mit Recht an, „diese Regel scheint auf inneren Eigenschaften zu beruhen“ (a. a. O. S. 259), hat aber nicht untersucht auf welchen. Wir können wohl sagen, darauf, daß die Wurzelträger, obwohl sie äußerlich meist radiär erscheinen, dorsiventral gebaut sind.

Zunächst sei hervorgehoben, daß die Verzweigung der Wurzelträger mit ihrem Bau in deutlicher Beziehung steht. Jeder Wurzelträger, z. B. von S. Martensii, besitzt eine Protoxylemgruppe, welche seitlich an der Stele sich befindet. Bei der Verzweigung findet eine Teilung der Protoxylemgruppe statt und in den beiden Teilstelen sind die Protoxylemgruppen einander zugekehrt. Sie haben eine Drehung um etwa 90° erfahren. Demgemäß weicht auch die Ebene der zweiten Gabelung um 90° von der der ersten ab.

Im unverzweigten Teil des unteren Wurzelträgers liegt die Protoxylemgruppe so, daß sie schräg nach unten, im oberen so, daß sie schräg nach außen (wenn man sich den Selaginellasproß horizontal denkt, also nach oben) gekehrt ist. Mit anderen Worten, die Protoxylemgruppen sind stets nach außen gekehrt, sie bezeichnen die spätere Plusseite des (unter bestimmten Bedingungen) aus dem Wurzelträger hervorgehenden Sprosse. Die Wurzelträger von S. Kraussiana u. a. haben, wie bekannt, einen anderen Bau; in der Stele zentrales (nicht seitliches Protoxylem) entsprechend der Anordnung, die im Hypokotyl, ferner in den unteren Sproßteilen von S. spinulosa vorhanden ist.

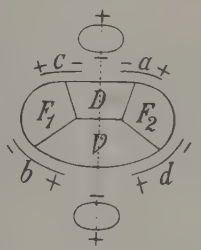


Fig. 8. Schema für die Symmetrieverhältnisse und die Wurzelträger von anisophyllen Selaginellen im Querschnitt. *a*, *b*, *c*, *d* die zwei Blattpaare, F_1 und F_2 Flanken, oben und unten je ein Wurzelträger im Querschnitt. Die beiden Wurzelträger kehren ihre Minusseite der Sproßachse zu.

Auch diese Stelen weisen aber, wie für letztere Art oben schon angeführt wurde, keinen wirklich radiären, sondern einen dorsiventralen Bau auf, da das an Umfang das Protoxylem weit übertreffende Metaxylem das Protoxylem nicht allseitig, sondern so umgibt, daß eine geförderte und eine geminderte Seite vorhanden ist, an welch letzterer die Verholzung usw. zuletzt erfolgt.

Kehren wir zu den Sproßachsen zurück, so sei noch folgendes bemerkt:

Man kann den dorsiventralen Bau der Stele hier auch so ausdrücken. Es ist, wie das Schema (Fig. 8) zeigt, oben eine Minusseite, unten eine Plusseite vorhanden, rechts und links sind die Flanken gleich. Unter bestimmten Bedingungen wird die Verschiedenheit der

Plus- und Minusseiten ganz oder größtenteils ausgeglichen. Aber dieser Ausgleich erstreckt sich nur auf die peripherische, blatterzeugende Region der Sproßachse. Die Stele ist sozusagen konservativer, sie behält ihren dorsiventralen Bau bei. Dieser findet sich auch bei den Wurzelträgern und das bedingt, daß diese beim Übergang in beblätterte Sprosse, auch in der Beblätterung Dorsiventralität aufweisen.

Bei den anisophyllen Selaginellen tritt die innere Dorsiventralität offenbar schon bei der ersten Gabelung des Keimlings ein. Sie kann, wie wir sehen, maskiert werden, bleibt aber doch bestehen.

Der eben nachgewiesene Zusammenhang zwischen dem Bau der Sproßachse und der Verzweigung, legte die Frage nahe, ob auch für andere in Einer Ebene verzweigte Sproßsysteme dasselbe zutreffe.

Untersucht wurden Cupressineen, namentlich Thuya occidentalis und Thuyopsis dolabrata.

Es ist an älteren Sproßachsen von Seitenzweigen leicht festzustellen, daß sie einen bilateralen Bau haben. Aber es frägt sich, ob dieser ein „autonomer", oder durch die Blätter bedingter ist, da hier ja die Leitbündel des Sprosses aus Blattspuren bestehen, eine stammeigene Stele aber (wie man sie für Selaginella einerseits aus Analogie mit Lycopodium, andererseits wegen des Baues der Wurzelträger anzunehmen geneigt sein wird), nicht vorhanden ist.

Es zeigte sich, daß die Vegetationspunkte schon deutlich bilateral ausgebildet sind, und daß damit auch die Verzweigung in Einer Ebene gegeben ist — ganz wie bei Selaginella. Die Dorsiventralität dieser Sproßsysteme aber wird bekanntlich durch das Licht bestimmt.

Schließlich mag die oben gestreifte Frage nach der Verwandtschaft von S. sanguinolenta noch besprochen werden. Daß sie, wie Hieronymus[1]) das tat, zur Borealis-Gruppe zu stellen ist, ist sicher. Das geht nicht nur aus der geographischen Verbreitung und der Tatsache, daß auch S. borealis dorsiventrale Sprosse entwickelt, sondern auch aus dem anatomischen Verhalten hervor. Doch weichen Hieronymus Angaben über die Makrosporen von unseren Erfahrungen einigermaßen ab. Nach ihm sollen die Makrosporen von S. borealis hellbräunlich, zwischen den Scheitelleisten sehr fein warzig, sonst glatt sein. Wir fanden sie mit kleinen, dicht gestellten auf der Außenseite gleichmäßig verteilten Höckern versehen — ebenso die von S. sanguinolenta, die nach Hieronymus auch glatt sein sollen.

1) In Engler-Prantl, Die natürl. Pflanzenfamilien. I, 4, S. 673.

Die Makrosporenausbildung von S. oregana, rupestris und Underwoodii ist davon verschieden. Auch die Mikrosporen von S. sanguinolenta und S. borealis stimmen im wesentlichen überein — es handelt sich um offenbar einander sehr nahe stehende Formen. Erwünscht wäre die Kenntnis der Keimungserscheinungen, um entscheiden zu können, ob die Feuchtform etwa einen Rückschlag zur Jugendform darstellt. Indes konnte ich Keimpflanzen bis jetzt nicht erzielen und muß deshalb die Frage offen lassen.

Inhaltsübersicht.

1. S. sanguinolenta ist eine nordostasiatische „xerophile" Art, die in der „Trockenform" vier Zeilen von gleichgestalteten Blättern besitzt, die in zweizähligen sich annähernd rechtwinklig kreuzenden Quirlen angeordnet sind.
2. Bei Kultur in feuchtem, warmem Raume ändert sich der Habitus bedeutend, die Sprosse werden dorsiventral und anisophyll.
3. Das geschieht aber nur im Licht, in der Dunkelheit bleiben die Sprosse isophyll.
4. Das Licht wirkt (im feuchten Raume!) nicht nur auf die Dorsiventralität ein, sondern auch auf die Verteilung des Assimilationsgewebes und der Spaltöffnungen. Die Trockensprosse haben das spezifische Assimilationsparenchym bei allen Blättern auf der Außenseite, bei den Feuchtsprossen liegt es bei den Oberblättern auf der abaxialen, bei den Unterblättern auf der adaxialen Seite.
5. Die Verzweigung in Einer Ebene hängt bei den Selaginellen zusammen mit der bilateralen bzw. dorsiventralen Struktur der Sproßachse. Diese ist auch bei den isophyllen Selaginellen vorhanden — sie sind innerlich bilateral-dorsiventral, äußerlich radiär.
6. Dasselbe gilt für die tetrastichen Blüten sonst dorsiventraler Selaginellen. Diese sind nur äußerlich (der Blattstellung und Blattgestaltung nach) radiär, innerlich (dem Bau der Sproßachse nach) dorsiventral. Dementsprechend bleiben sie, wenn man sie zur vegetativen Entwicklung veranlaßt auch nicht radiär, sondern werden auch äußerlich dorsiventral, und zwar so, daß

die ursprüngliche Dorsiventralität beibehalten wird, gleichgültig ob das Sproßstück mit der Licht- oder Schattenseite nach oben sieht.

Dasselbe gilt für die Wurzelträger, die dem Bau nach auch dorsiventral sind. Das beweist aufs Neue, daß die Ausbildung der Blätter abhängt von der inneren Symmetrie des Vegetationspunktes (nicht umgekehrt). Das wird auch für analoge Fälle wie die bilateralen Sproßsysteme der Cupressineen nachzuweisen versucht.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Fig.1

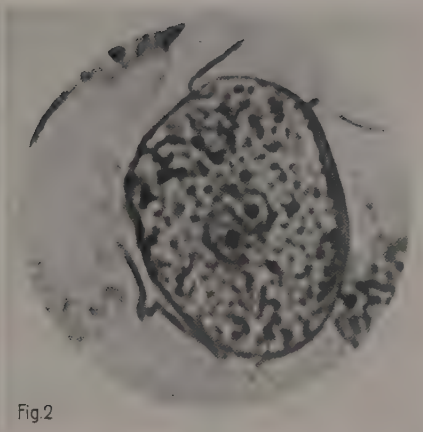


Fig.2

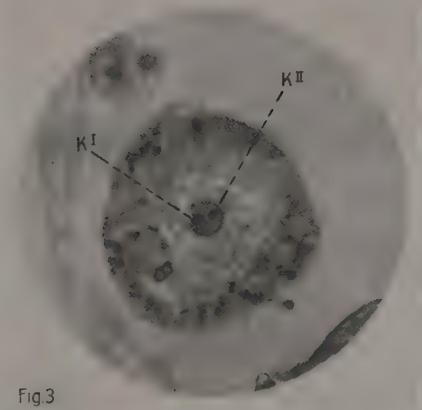


Fig.3

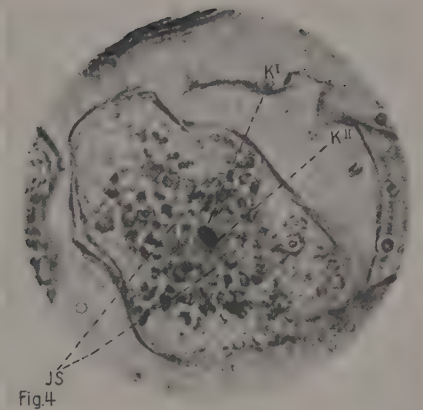


Fig.4

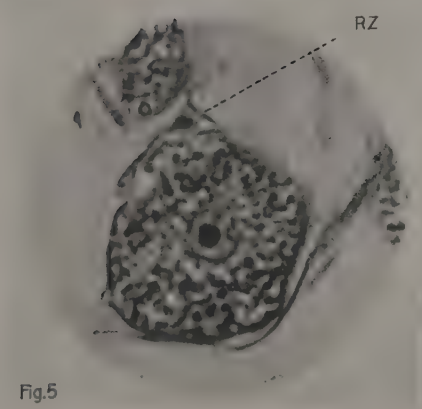


Fig.5

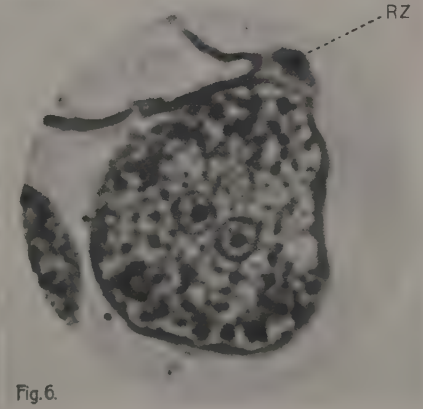


Fig.6.

Wóycicki phot.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

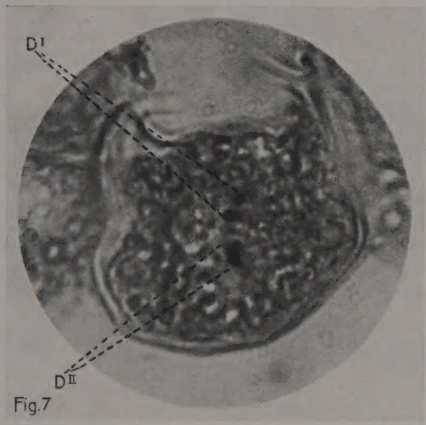


Fig.7

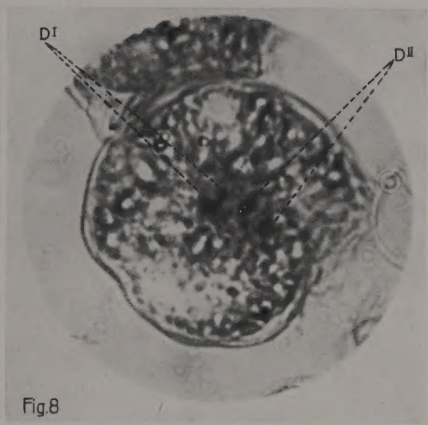


Fig.8

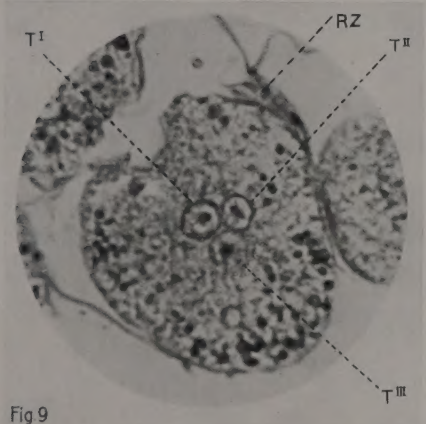


Fig.9

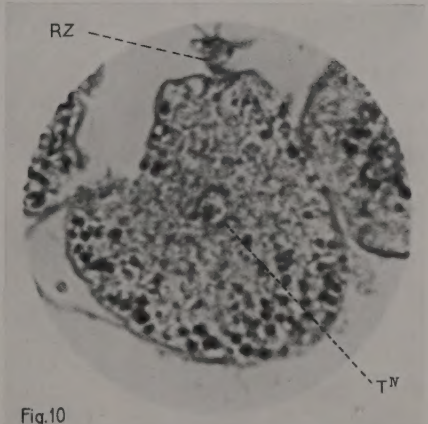


Fig.10

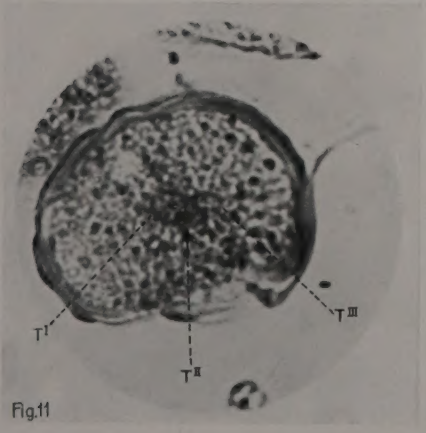


Fig.11

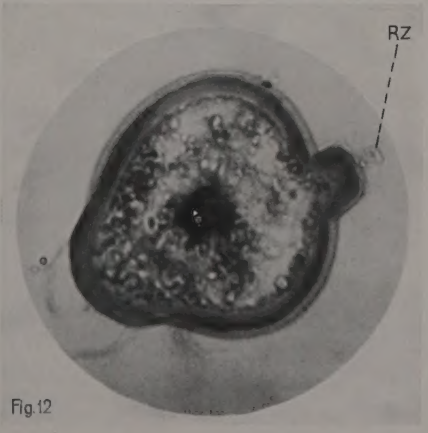


Fig.12

Wóycicki phot.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Hartsema.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.